ISMAR DE SOUZA CARVALHO
Editor

PALEONTOLOGIA

MICROFÓSSEIS
PALEOINVERTEBRADOS

3ª edição

VOLUME 2

EDITORA INTERCIÊNCIA

PALEONTOLOGIA

MICROFÓSSEIS
PALEOINVERTEBRADOS

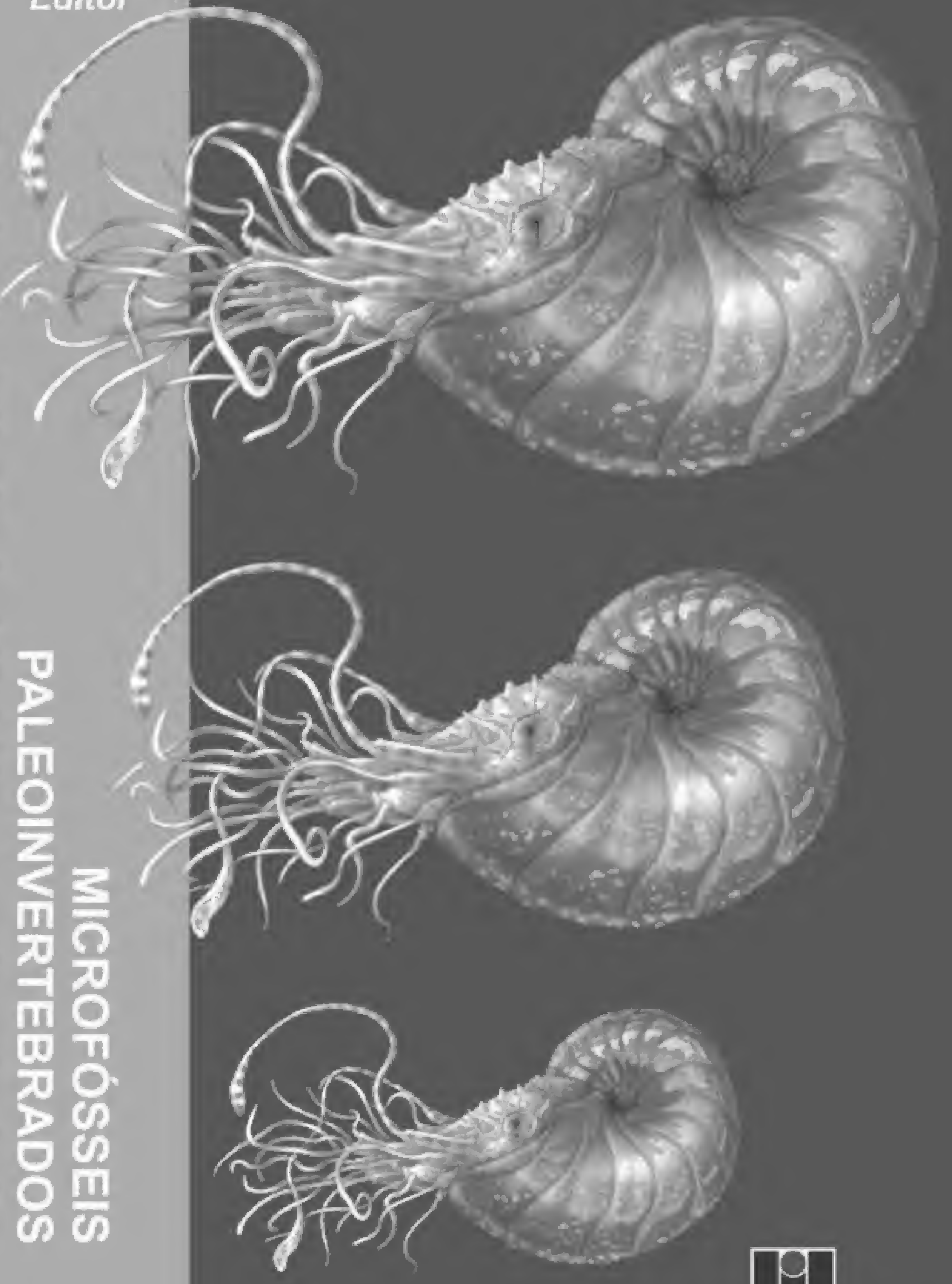
3ª edição

VOLUME 2

ISMAR DE SOUZA CARVALHO
Editor

PALEONTOLOGIA

MICROFÓSSEIS
PALEOINVERTEBRADOS



3ª edição

VOLUME 2

EDITORA INTERCIÊNCIA
Rio de Janeiro – 2011

Direitos Reservados em 2011 por **Editora Interciência Ltda.**

Diagramação: Claudia Regina S. L. de Medeiros
Revisão Ortográfica: Maria Paula da M. Ribeiro
Ilustração da Capa e *Design*: Fernando Correia (www.efecorreia-artstudio.com)
Tiragem: 3.000 exemplares

CIP-Brasil. Catalogação-na-Fonte
Sindicato Nacional dos Editores de Livros, RJ

P184
3ª ed.
v.2
Paleontologia: microfósseis, paleoinvertebrados, volume 2 /editor, Ismar de Souza Carvalho. – 3ª ed. – Rio de Janeiro: Interciência, 2011.
554p.
Inclui bibliografia
ISBN 978-85-7193-255-5
1. Paleontologia. I. Carvalho, Ismar de Souza.
11-1932. CDD: 560
CDU: 56

É proibida a reprodução total ou parcial, por quaisquer meios,
sem autorização por escrito da editora.

www.editorainterciencia.com.br

Editora Interciência Ltda.
Rua Verna Magalhães, 66 – Engenho Novo
Rio de Janeiro – RJ – 20710-290
Tels.: (21) 2581-9378 / 2241-6916 – Fax: (21) 2501-4760
e-mail: vendas@editorainterciencia.com.br

Impresso no Brasil – *Printed in Brazil*

AGRADECIMENTOS

O fomento à pesquisa de instituições, como a Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Serviço Geológico do Brasil (CPRM) e Fundação Universitária José Bonifácio (FUJB), possibilitou muitos dos resultados e informações científicas aqui apresentados.

Foi de grande importância, também, a colaboração do Prof. Leonardo Borghi (UFRJ) e do Dr. Edison José Milani (PETROBRAS) na publicação da obra.

Os autores do capítulo 1 agradecem à Cecília Cunha Lana. Os autores do capítulo 7 agradecem à PETROBRAS pela autorização de publicação do conteúdo nele apresentado. O autor do capítulo 14 agradece à Mitsuru Arai. Os autores do capítulo 15 agradecem à Yngve Grahn e Luiz Padilha Quadros.

Por fim, à UFRJ – Universidade Federal do Rio de Janeiro, pela ambiência e pelo estímulo intelectual na elaboração do livro.

Apresentação

A Paleontologia, ciência dedicada ao estudo dos diferentes organismos que habitaram a Terra no transcorrer do tempo geológico, mostra-se como uma área de conhecimento diversificada e com diferentes interfaces com outras ciências. Envolve, assim, conhecimentos advindos da Geologia, Biologia, Física, Química e Matemática, que conjugadas possibilitam uma compreensão integrada dos eventos e fenômenos que resultaram nas transformações ambientais e da biota durante a história geológica de nosso planeta.

Desde o surgimento da vida na Terra, as adaptações, transformações e inovações demonstradas pelos organismos evidenciam-nos fenômenos e uma temporalidade que em muito transcende a dimensão da existência humana, marcada pelo surgimento e desaparecimento de continentes, bem como catástrofes ecológicas que levaram à extinção incontáveis espécies animais e vegetais. A presente edição do livro *Paleontologia* apresenta os diversos grupos que existiram nos últimos 3,8 bilhões de anos, bem como os contextos geológico e paleobiológico em que se inseriam.

Este livro conta-nos a instigante história geológica da vida. Trata-se de uma obra destinada a todos aqueles que desejam ampliar seus conhecimentos sobre a diversidade e as transformações pelas quais passou o mundo orgânico no decurso do tempo profundo.

PALEONTOLOGIA (3ª edição) encontra-se dividido em três volumes. O primeiro abrange os conceitos e métodos para o estudo dos fósseis. No segundo volume encontram-se aspectos relativos aos Paleoinvertebrados e Microfósseis. Já o terceiro volume apresenta os Paleovertebrados e a Paleobotânica.

No âmbito do primeiro volume estão os fundamentos dos estudos paleontológicos, tais como o significado dos fósseis, sua análise tafonômica e aplicação estratigráfica. Também são abordados temas como fósseis químicos, teorias evolutivas, causas das extinções, paleoecologia, paleobiogeografia e a origem das formas mais primitivas de vida, análise dos procedimentos para a curadoria paleontológica e jazigos fossilíferos. A curadoria analisa aspectos como a guarda e a manutenção de coleções de fósseis, métodos tradicionais e digitais de preparação e estudo de microfósseis e macrofósseis, bem como a confecção de réplicas. Os jazigos fossilíferos abrangem temas relativos ao Brasil, Portugal e países africanos de língua portuguesa, visando a uma maior integração dos membros da comunidade lusófona. No segundo volume são analisados vários filos de invertebrados, tais como os anelídeos, briozoários, braquiópodes, moluscos, cnidários, artrópodes e equinodermas, e sua utilização na paleoecologia. Já os microfósseis e palinoformos são enfatizados quanto à sua aplicação bioestratigráfica e uso na interpretação paleoambiental. O último volume apresenta uma abordagem dos vertebrados e vegetais existentes no registro geológico e de suas aplicações em paleoecologia, paleogeografia e paleoclimatologia.

A obra *PALEONTOLOGIA* é um esforço coletivo de grande número de renomados geocientistas do Brasil e de Portugal, dedicada à qualificação de todos os interessados na compreensão dos aspectos da história geológica da vida.

Editor

Prefácio

Em um País como o Brasil, onde a ciência avança por espasmos, testemunhar a publicação da terceira edição da obra *Paleontologia* é altamente auspicioso. Organizar o conhecimento consome tempo e demanda recursos, requer persistência e dedicação. Sob a coordenação do Doutor Ismar de Souza Carvalho, que mobilizou um representativo grupo de especialistas em torno deste projeto, o conteúdo do livro – agora apresentado em três volumes – vem sendo permanentemente revisto e ampliado nos dez anos que se passaram desde a primeira edição. Seguramente, *Paleontologia* é a principal referência para o ensino desta disciplina em diversos níveis do sistema educacional brasileiro na atualidade, e uma fonte de divulgação dessa vertente das Geociências junto ao público não especialista. Se o utilizarmos como indicador da pujança deste ramo das Ciências da Terra, há que se celebrar a presente edição da obra.

Consagrados como protagonistas da fantasia *hollywoodiana*, os gigantescos répteis mesozoicos constituem ícones popularizados de uma atividade que se desenvolve em múltiplas escalas de observação. Na essência de sua abordagem de trabalho, qualquer que seja o grupo fóssil em análise, a Paleontologia constitui nosso elo mais tangível de ligação com o passado da Terra, e isso ultrapassa o significado frio de um achado científico: os fósseis são capazes de nos emocionar, sejamos cientistas ou leigos frequentadores de cinema. Ao evidenciar a presença de espécimes fósseis nas seções sedimentares em estudo, o pesquisador depara-se não apenas com restos da vida pretérita em nosso planeta: associam-se a eles um grande número de preciosas informações diretas e indiretas sobre as condições geológicas vigentes no passado. Fortalecidas pela interação com outros ramos geocientíficos, das observações paleontológicas decorrem interpretações sobre o paleoclima, a paleobatimetria, o paleoambiente deposicional entre outras, cujo entendimento é requisito fundamental a um consistente relato da evolução dos sistemas geológicos da Terra.

Tais premissas de estudo alcançam para muito além de uma abordagem puramente acadêmica. Inseridas no fluxo de trabalho da indústria do petróleo, por exemplo, as técnicas da Bioestratigrafia empregando microfósseis provêem indispensável suporte ao processo de investigação exploratória e aos estudos de reservatórios petrolíferos. Atuando em cooperação com outras disciplinas no âmbito da Geologia do Petróleo, tais como a Geoquímica, a Sedimentologia, a Estratigrafia e a Geofísica, resultam das investigações bioestratigráficas o posicionamento no tempo geológico das seções atravessadas por poços e a correlação estratigráfica através das bacias sedimentares. Tais técnicas são de efetivo valor no suporte à prospecção petrolífera.

Mas, se por um lado, a terceira edição de *Paleontologia* sinaliza positivamente, de outro, somos obrigados a reconhecer que, em nosso País, ainda estamos no início. Há muito a fazer no que tange ao cadastramento e à preservação dos sítios fossilíferos já identificados e no planejamento integrado da pesquisa dos cinco milhões de quilômetros quadrados de terrenos sedimentares brasileiros. Nesse particular, vislumbra-se para a Paleontologia nacional um relevante papel a desempenhar na edificação da Cronoestratigrafia do Brasil.

Com a honrosa exceção da Série do Recôncavo – resultado do trabalho de exploracionistas da Petrobras, os quais fundamentaram seu esquema bioestratigráfico local nos ostracodes não marinhos do

Eocretáceo presentes nas rochas que preenchem o rifte baiano, as demais seções sedimentares das bacias brasileiras apresentam zoneamentos referidos eminentemente a biozonas internacionais. A estratégia conveniente de importação de padrões acaba por nos cobrar um preço muito elevado junto à comunidade geocientífica mundial, que se manifesta num virtual desconhecimento das seções de referência para as diferentes sequências das bacias sedimentares brasileiras. As *chronostratigraphic charts* internacionais não consideram a existência de um registro estratigráfico particularizado em nosso País, uma vez que ajustamos e denominamos nossos intervalos rocha-tempo como Frasniano, Artinskiano, Aptiano e assim por diante. Como resultado da adoção dessa postura – talvez a única viável até agora – não angariamos as necessárias credenciais para entrar com voz ativa em uma das discussões mais fundamentais da Geologia, qual seja a da completude do registro estratigráfico. Por enquanto, teremos que continuar aceitando que as seções sedimentares mais completas e representativas localizam-se alhures, invariavelmente no Hemisfério Norte.

A edificação da Cronoestratigrafia do Brasil é um empreendimento de investigação científica que se impõe às Geociências de nosso País. Tal projeto somente será factível através de um planejamento integrado, com ampla mobilização e gestão articulada de equipes multidisciplinares, com a atuação de especialistas em Geocronologia, Geoquímica, Sedimentologia, Estratigrafia e, é claro, Paleontologia. Será mais uma das necessárias construções de longo prazo em nosso país-continente, mas com o potencial de elevação das Ciências da Terra nacionais a um patamar ainda não vivenciado de reconhecimento, independência e soberania.

Edison José Milani
Rio de Janeiro, abril de 2011

Prefácio da 2ª Edição

O livro *Paleontologia*, que ora se publica em segunda edição, marca de forma auspiciosa o início do século XXI. Já na primeira edição a qualidade do livro propiciou o interesse de estudantes de todos os tipos, dos leigos, e mesmo de paleontólogos nas outras áreas fora de suas especialidades.

A primeira edição foi primorosa pelo cuidado com que os assuntos foram abordados e pelas ilustrações que sintetizam valiosas informações sobre os grupos de fósseis estudados. Nesta segunda edição ampliou-se o leque de assuntos tratados além do rearranjo de alguns itens. A segunda edição, diferente da primeira, está saindo em dois volumes.

O primeiro volume da segunda edição contém novos capítulos em relação à primeira edição, abrangendo assuntos de grande atualidade e de interesse. A escolha destes novos capítulos foi criteriosa, como se pode verificar pelas sucintas apreciações colocadas a seguir.

a) Estratigrafia de Sequências – A sua inclusão neste livro é importante para encarecer o papel dos fósseis no reconhecimento das sequências. Como basicamente as sequências se constroem pelas variações laterais de paleoambientes, os fósseis tornam-se extremamente úteis, pois suas associações são decisivas nestas reconstruções. Nem sempre este papel dos fósseis é reconhecido.

b) Extinções – A proposição, a partir de 1980, de causas astronômicas para as chamadas extinções em massa, que seriam evidenciadas pelas anomalias de irídio nos depósitos onde foram verificadas as extinções, resultou, como corolário, a estratégia dos paleontólogos e estratígrafos, que passaram a detalhar centímetro por centímetro as camadas geológicas, contendo os fósseis situados abaixo e acima dos horizontes que testemunhariam as extinções. Passou-se a pesquisar, ainda, as causas das diferentes sensibilidades dos organismos que viveram na época das extinções que permitiram que alguns atravessassem incólumes os tempos difíceis.

c) Vida primitiva – Nas últimas décadas, ampliou-se muito o conhecimento de organismos que viveram antes de 540 milhões de anos. Conscientizou-se no meio científico que estes seres antigos já possuíam certo grau de organização diferente do que se pensava antes. Neste capítulo novo, o leitor tem noção da complexidade desta vida primitiva.

d) O conhecimento da evolução das angiospermas se reveste de grande interesse, pois as plantas com flores são as hoje predominantes nos continentes.

e) Os chamados "fósseis químicos", compostos químicos orgânicos que hoje estão conservados em certos ambientes, são importantes por fornecer informações sobre características físico-químicas dos ambientes. O valor destas informações aumenta quando estes "fósseis químicos" se encontram associados aos fósseis.

f) O capítulo sobre Palinologia, serve, nesta segunda edição, como introdução ao capítulo de Paleopalinologia.

g) Os processos de alteração *post-mortem* dos organismos, durante a fossilização (Tafonomia) que já constava da primeira edição, possuem complementação nesta segunda edição, ou seja, alterações após o soterramento final, com o capítulo "Fossildiagênese".

Os ostracodes, originalmente examinados junto com os outros crustáceos na primeira edição, são aqui reunidos aos outros microfósseis.

O segundo volume foi reservado a considerações sobre a curadoria de coleções científicas e de jazigos fossilíferos, bem como apresentações de técnicas de separação de fósseis da matriz (i.é, de depósitos que os contêm), técnicas de tratamento de fósseis para melhorar a visibilidade de suas características morfológicas e preparação de moldes e réplicas de fósseis, em muitos casos melhorando a apresentação de suas características morfológicas.

Ao lado da exposição sobre importantes fósseis de outros países, este livro, sempre que possível, discorre sobre fósseis brasileiros.

Em suma, esta edição amplia o escopo da primeira edição, mostrando uma Paleontologia mais abrangente e, o que é mais importante, mantendo a alta qualidade de apresentação e da impressão do texto. O coordenador, os colaboradores e a editora estão de parabéns.

Setembrino Petri
Julho de 2004

Prefácio da 1ª Edição

O famoso paleontólogo de vertebrados George Gaylord Simpson, com a sua extraordinária experiência de estudioso, mas principalmente de paleontólogo explorador, escreve no seu relatório de expedições na Patagônia, *Attending Marvels*: "A caça aos fósseis é de longe o mais fascinante de todos os esportes. Nele, a gente acha incerteza, excitação e todo o arrepio do jogo de azar, sem nenhum dos aspectos negativos dele. (...) No próximo morro pode estar enterrada a grande descoberta (...). Além do mais, o caçador de fósseis não mata, ele ressuscita." Ler e estudar este manual de Paleontologia, editado por Ismar de Souza Carvalho, professor da UFRJ e presidente da Sociedade Brasileira de Paleontologia (já meu companheiro de trabalho de campo nos sertões do Nordeste), introduz os leitores a este gênero fascinante de esporte, quer eles sejam estudantes de Ciências da Terra ou de Biologia, quer estudantes de pós-graduação interessados em Paleontologia, ou mesmo pessoas letradas apaixonadas pela natureza.

A Paleontologia é importante não somente para os que estudam o mundo e a vida antigos, mas também para quem estuda os atuais; de fato não é possível entender os viventes de hoje, animais e plantas – e nem o mundo em geral – sem conhecer os viventes antigos, como eles nos são testemunhados pelos fósseis. Não é possível entender a própria espécie humana sem conhecer sua evolução. Os fósseis nos ensinam nossas origens físicas e nos colocam corretamente no conjunto da criação. Dinossauros ou foraminíferos, árvores fósseis ou diatomáceas, mamíferos ou peixes, o estudo da Paleontologia nos faz entender que todos eles são nossos parentes, irmãos de sangue e DNA.

A Paleontologia é uma ciência indispensável ao geólogo por lhe permitir resolver, muitas vezes já no campo, problemas de datação, de relacionamento entre formações rochosas, até de posição tectônica das camadas. Para um exemplo muito atual, uma pegada de dinossauro, de boa qualidade, descoberta em arenitos grossos, no passado considerados silurianos ou devonianos, permite ao geólogo modificar esta formação rochosa, na coluna estratigráfica, do Paleozoico para o Mesozoico, alterando em 200 milhões de anos, ou mais, sua datação, sem contar as vantagens que a Paleontologia, principalmente a Micropaleontologia, proporciona à prospecção de petróleo e outros hidrocarbonetos.

O livro é entendido e projetado sobretudo para os técnicos e candidatos; atualmente, porém, a Paleontologia escapou, de alguma forma, das mãos dos especialistas e virou uma paixão de massa, pelo menos no que diz respeito às formas animais mais intrigantes e gigantes, que estimulam a imaginação popular. Assim, pessoas leigas, mas cultas, também acharão interessante e até agradável a leitura e a consulta deste texto.

Apesar deste novo e mais amplo interesse pela Paleontologia, no Brasil não havia obras recentes deste tipo. A tradução de manuais estrangeiros não satisfaria a necessidade de pôr em destaque, grupo por grupo e, em geral, os fósseis brasileiros e sul-americanos, bem como contribuiria para a manutenção de uma desagradável situação de dependência cultural, já plenamente superada.

Este livro é uma obra original e extremamente interessante, surgida da colaboração de uma trintena de afirmados paleontólogos brasileiros, representantes de quase todas as universidades federais e algumas outras privadas, bem como de alguns dos principais museus do país, especialistas cada um em cada campo. O livro abrange, então, a experiência de muita gente, quer experiência de campo e de laboratório, quer experiência didática de um grande número de docentes em cursos de graduação e pós-graduação nas diferentes regiões do país. Na maioria, trata-se de autores jovens e brilhantes, que representam a Paleontologia brasileira atual, em rápida evolução. São eles paleontólogos que contam coisas por eles próprios examinadas na ponta do martelo e embaixo da lupa, nas selvas amazônicas e nos sertões semiáridos do Nordeste, nos cerrados do planalto central, nos campos e nas matas de pinheiros do Sul.

Os fósseis brasileiros têm destaque em *boxes* realçados tipograficamente. O livro está ricamente ilustrado com estampas de desenhos; uma escolha racional que privilegia o aspecto da economia evitando as fotografias. Abundantes listas bibliográficas, capítulo por capítulo, guiam o leitor sequioso de aprofundamento e mais detalhes sobre os grupos em discussão.

O propósito dos autores em fornecer uma síntese completa do estado atual da Paleontologia, em geral, e em particular da Paleontologia brasileira foi plena e felizmente alcançado.

Giuseppe Leonardi
Paleoerpetólogo e Icnólogo de vertebrados
Setembro de 2000

SUMÁRIO

Apresentação VII
Prefácio IX
Prefácio da 2ª Edição XI
Prefácio da 1ª Edição XIII

MICROFÓSSEIS 1

Capítulo 1 – Micropaleontologia e Bioestratigrafia na Indústria do Petróleo 3
  Estratigrafia e Paleontologia 4
  Os Microfósseis 6
  Bioestratigrafia 8
  Eventos Biológicos do Passado: Isócronos ou Diácronos? 13
  Arcabouços Bioestratigráficos 14
  Poços de Petróleo, Amostras e os Limites das Biozonas de Intervalo 17
  Bioestratigrafia de Alta Resolução 22
  Biosteering 26
  Biocronologia 27
  Correlação Gráfica 28
  Considerações Finais 31
  Referências 32

Capítulo 2 – Ostracodes 35
  Morfologia e Biologia 36
  Classificação 42
  Distribuição Estratigráfica 43
  Paleobiogeografia 44
  Aplicações 45
  Referências 49

Capítulo 3 – Foraminíferos 53
  Composição e Morfologia 55
  Classificação 58
  Distribuição Estratigráfica 61

Aplicações 61
Referências 68

Capítulo 4 – Nanofósseis Calcários 71
Morfologia 72
Classificação 74
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica 74
O Limite K/P com Base em Nanofósseis Calcários 79
Aplicações 82
Referências 87

Capítulo 5 – Radiolários 89
Morfologia 90
Classificação 96
Subclasse Radiolaria 96
Distribuição Estratigráfica 97
Tafonomia 98
Depósitos Silicosos 101
Aplicações 101
Ocorrência de Radiolários nas Bacias Brasileiras e da América do Sul 102
Referências 104

Capítulo 6 – Diatomáceas 107
Biologia das Diatomáceas 108
Classificação 120
Origem e Evolução das Diatomáceas 122
Distribuição Estratigráfica 124
Tafonomia 127
Ecologia e Paleoecologia 127
Referências 130

Capítulo 7 – Dinoflagelados 137
Morfologia 137
Classificação 145
Distribuição Estratigráfica 155
Ecologia 155
Distribuição de Dinocistos em Sedimentos de Fundo 157
Composição das Assembleias de Dinocistos e as Implicações Ambientais 157
Morfologia dos Cistos e Interpretações Ambientais 158
Aplicações 159
Referências 163

Capítulo 8 – Carófitas 167
Morfologia 167
Calcificação 169
Reprodução 169
Classificação 170
Ecologia e Paleoecologia 172

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica 173
Trabalhos Publicados no Brasil 176
Aplicações 176
Referências 177

Capítulo 9 – Palinologia 181
Morfologia Polínica 183
Aplicações da Palinologia 189
Referências 193

Capítulo 10 – Paleopalinologia 195
Morfologia 195
Caracteres Estruturais 196
Caracteres Esculturais 196
Tipos de Aberturas 198
Classificação 200
Distribuição Estratigráfica 205
Aplicações 205
Referências 206

Capítulo 11 – Quitinozoários 209
Morfologia 209
Classificação 213
Distribuição Estratigráfica 216
Aplicações 216
Referências 219

Capítulo 12 – Acritarcos 221
Morfologia 221
Classificação Sistemática 222
Distribuição Estratigráfica 222
Referências 227

Capítulo 13 – Tintinídeos e Calpionelídeos 229
Morfologia 229
Classificação 230
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica 230
Aplicações 230
Referências 230
Calpionelídeos 231
Morfologia 231
Classificação 231
Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica 233
Aplicações 233
Referências 233

Capítulo 14 – Micropaleontologia e Interpretações Paleoambientais 235
A Premissa e os Objetivos dos Estudos Paleoecológicos 236
Microfósseis em Estudos Paleoambientais 236
Investigações Paleoecológicas: Análises Quantitativas ou Qualitativas? 240
Produtos Obtidos com as Interpretações Paleoambientais dos Microfósseis 241
Análise Continental e Análise Regional de Informações Paleoambientais 245
Considerações Finais 252
Referências 252

Capítulo 15 – Microfósseis das Bacias Sedimentares Brasileiras 255
As Bacias Sedimentares Brasileiras e seu Contexto Tectônico 256
Proterozoico 257
Fanerozoico 258
Bacias Paleozoicas 258
Bacias Mesocenozoicas 269
Cenozoico 278
Terciário 278
Quaternário 278
Referências 283

PALEOINVERTEBRADOS 287

Capítulo 16 – Poríferos 289
Morfologia 292
Classificação 292
Distribuição Estratigráfica 295
Paleobiogeografia 296
Aplicações 297
Referências 297

Capítulo 17 – Briozoários 299
Generalidades e Morfologia 300
Classificação 302
Distribuição Estratigráfica 307
Aplicações 307
Referências 313

Capítulo 18 – Cnidários 315
Morfologia 316
Classificação 317
Paleoecologia 326
Distribuição Estratigráfica 326
Aplicações 329
Referências 329

Capítulo 19 – Braquiópodes 333
Morfologia 334
Classificação 340
Glossário de Termos Morfológicos 348
Distribuição Estratigráfica 348
Paleobiogeografia 350
Aplicações 351
Referências 356

Capítulo 20 – Anelídeos 359
Morfologia 360
Classificação 361
Distribuição Estratigráfica 367
Filogenia 368
Aplicações 368
Referências 369

Capítulo 21 – Artrópodes 371
Morfologia 373
Classificação 375
Subfilo Trilobitomorpha 375
Subfilo Chelicerata 386
Subfilo Mandibulata 388
Referências 404

Capítulo 22 – Moluscos 409
Morfologia 409
Classificação 411
Distribuição Estratigráfica 441
Aplicações 442
Referências 443

Capítulo 23 – Equinodermas 449
Sistemática 450
Subfilo Pelmatozoa 453
Subfilo Eleutherozoa 457
Aplicações 475
Referências 475

Capítulo 24 – Paleoecologia dos Invertebrados 479
Brizoários 480
Braquiópodes 480
Poríferos 481
Cnidários 481
Anelídeos 481
Artrópodes 483
Moluscos 483
Equinodermas 485
Considerações Finais 486
Referências 487

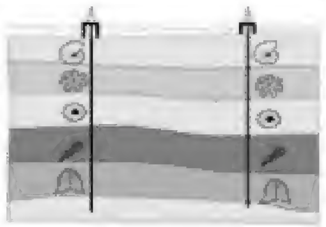
Índice Alfabético-Remissivo 489
Autores 527

MICROFÓSSEIS

1

Micropaleontologia e Bioestratigrafia na Indústria do Petróleo

Rogério Loureiro Antunes
Ricardo Latgé Milward de Azevedo



Como ensinam os livros, a Geologia é uma ciência histórica e tem por principal objetivo decifrar a evolução geral da Terra desde o momento em que se formaram as primeiras rochas (Leinz & Amaral, 1980). Neste contexto, cabem aos geólogos, geofísicos, **paleontólogos** e outros geocientistas reconhecer, caracterizar, hierarquizar e ordenar uma infinidade de fenômenos que ocorreram no passado do planeta, cujos registros (os efeitos) ficaram grafados nas rochas. Uma ciência com objetivo tão amplo enseja a formação de especialistas dos mais diversos matizes.

Os geofísicos caracterizam os materiais que constituem o interior da Terra por meio de informações obtidas indiretamente (sísmica, gravimetria, magnetometria, entre outros métodos) e, a partir destas informações, contribuem para o entendimento da composição e da dinâmica interna do planeta. Dão, portanto, subsídios para outras especialidades que levam a compreender a origem das rochas que se encontram aflorando ou não na parte mais superficial do Planeta, a crosta terrestre.

Há, por outro lado, acadêmicos da geologia que se dedicam à pesquisa das chamadas "rochas duras" (magmáticas e metamórficas) e, a partir do estudo das associações mineralógicas (paragênese) e da textura que as caracterizam, são capazes de entender detalhadamente como se deu a sua origem e evolução.

Numa outra vertente, há, ainda, profissionais que se interessam pelas rochas sedimentares, principal litologia que ocorre na superfície terrestre (Leinz & Amaral, 1980). Neste caso, além dos constituintes mineralógicos, da composição granulométrica e das estruturas sedimentares, os investigadores muitas vezes contam também com a presença dos **fósseis**, restos e vestígios de animais ou vegetais pré-históricos que auxiliam sobremaneira a tarefa de investigar o passado da Terra (Mendes, 1988).

A interpretação da evolução geral do planeta não recomenda abordagens cartesianas. Erra-se menos neste exercício de remontar a história do planeta quanto mais holista for a abordagem. De acordo com esta visão, fenômenos de causas estruturais (tectônicas) ou de qualquer outra natureza, ocorridos no passado, podem ter provocado rearranjos paleoceanográficos ou paleobiológicos. A Teoria da Tectônica de Placas ou Tectônica Global é um bom exemplo de teoria integradora, holística. Embora com muitas questões não devidamente respondidas com relação ao passado mais longínquo, consegue explicar de modo bastante elegante toda a evolução geral do planeta e como as massas continentais agruparam-se e fragmentaram-se durante uma parte significativa da História da Terra. Vale resgatar que um dos principais idealizadores do conceito da deriva continental (Alfred Wegener, no início do século XX) valeu-se, também, de argumentos paleontológicos para especular que no final da Era Paleozoica, todas as massas continentais encontravam-se unidas formando o megacontinente Pangea (Tassinari, 2000).

Como a Geologia é uma ciência histórica, a Paleontologia tem contribuído significativamente para a elucidação desta história, especialmente no que se refere à Geologia Sedimentar. Este campo da geociência interessa-se, sobretudo, pelo estudo da origem e evolução das áreas deprimidas da crosta terrestre, denominadas bacias sedimentares, e das rochas que elas contêm. Conhecer a história de uma bacia significa conhecer como a depressão inicial foi originada, como foi preenchida e que eventos ocorreram durante este preenchimento. Além disso, devem-se conhecer também as idades de todos os eventos e as suas respectivas extensões (se no nível local, regional ou global). Conhecer uma bacia implica em conhecer as oscilações de seu nível de base no tempo geológico e as implicações paleogeográficas decorrentes de tais oscilações. Finalmente, conhecer bem uma bacia significa poder elaborar mapas paleogeográficos (paleoambientais) para cada momento significativo do tempo geológico. Este conhecimento, além de fazer parte do triunfo acadêmico, pode trazer consequências econômicas importantes, uma vez que é capaz de orientar pesquisas relativas à prospecção de bens minerais. Mapas paleogeográficos permitem prognosticar locais onde se encontram as fácies sedimentares mais promissoras à ocorrência e acumulação de determinados jazimentos.

Acima se falaram em **idades** e em **ambientes antigos de sedimentação** (paleogeografia/paleoambientes), informações que também podem ser obtidas com o estudo dos fósseis. Deste modo, sob uma óptica aplicada, a Paleontologia, em especial a Micropaleontologia, pode contribuir sobremaneira para o entendimento basilar da evolução de uma área sedimentar. Neste capítulo pretende-se tratar parcialmente como isto é possível. Assim, serão aqui abordados e discutidos os principais conceitos relacionados à Bioestratigrafia e suas aplicações no estudo das rochas sedimentares. Ênfase será dada à bioestratigrafia aplicada à geologia do petróleo.

O tema Bioestratigrafia não é novo e tem sido tratado em vários livros e artigos. Na literatura de língua portuguesa, o leitor interessado poderá consultar os trabalhos de Mendes (1984, 1988), Dias-Brito (1989), Antunes & Melo (2001), Antunes (2003), Zerfass & Andrade (2008), entre outros. No idioma inglês, os trabalhos de Sturrock (1996), Prothero (1989) e Pearson (1998) constituem-se em boas referências.

Estratigrafia e Paleontologia

Geralmente em discussões geológicas de cunho técnico-científico, inúmeras vezes o termo Estratigrafia é empregado e, na maioria delas, relacionado à atividade de ordenar cronologicamente os eventos observados em uma região em estudo. Embora não esteja errado, os objetivos da Estratigrafia são bem mais amplos, de acordo com a sua conceituação atual. Mendes (1984, p. 1), citando o *International Stratigraphic Guide*, publicado em 1976, define Estratigrafia como o ramo da Geologia "*que cuida não só da sucessão original e da idade das rochas estratificadas como, também, de sua forma, distribuição, composição litológica, conteúdo paleontológico, propriedades geofísicas e geoquímicas, ou seja, de todos os caracteres ...buscando inferir seus ambientes de origem e sua história geológica*".

De acordo com esta definição, deduz-se que a Estratigrafia é um dos principais "instrumentos" empregados na Geologia, em face com seu compromisso de conhecer a história da Terra. Entretanto, ainda de acordo com Mendes (1984), a abrangência histórica da Geologia é bem maior, pois esta lida também com a origem e evolução das rochas não estratificadas. Deste modo, num senso mais restrito, pode-se dizer que os conceitos estratigráficos são aplicados com maior propriedade nas regiões que contam, sobretudo, com rochas sedimentares. Claro está que nestas regiões podem ocorrer rochas ígneas e metamórficas, estas últimas geralmente constituindo o embasamento das bacias. As rochas ígneas, por seu turno, podem ocorrer intercaladas ou cortando aquelas de natureza sedimentar. Embora o termo Estratigrafia seja antigo (criado no fim do século XVIII), muitos dos seus conceitos mais específicos foram desenvolvidos com a expansão das pesquisas relacionadas à Geologia do Petróleo, ocorrida a partir de meados do século XX.

Por outro lado, apesar dos conceitos mais modernos, qualquer raciocínio estratigráfico deve estar mais

ou menos embasado em princípios fundamentais, que são tão ou mais antigos do que a definição do termo Estratigrafia. Estes princípios, afirmam o seguinte:

– **Princípio da superposição ou princípio de Steno** – postula que em um conjunto de camadas sedimentares dispostas horizontalmente, a camada da base é a mais antiga; em contrapartida aquela do topo é a mais nova. Este princípio, originalmente proposto por Nicolaus Steno (Nils Stensen, século XVII, 1669), é somente válido para regiões que não tenham sofrido intenso processo tectônico, causando a inversão original da ordem das camadas. Do mesmo modo, há também que se discernir a presença de corpos intrusivos magmáticos mais ou menos concordantes com as camadas sedimentares (*sills*). Estes corpos, quando observados em sucessões sedimentares, são mais novos do que as rochas encaixantes. A halocinese (tectônica do sal) fornece também bons exemplos da inversão da ordem natural de deposição das camadas.

Do princípio da superposição derivam alguns corolários: por meio das relações de contatos abruptos entre os corpos rochosos é possível deduzirem-se as suas idades relativas, como assinala, por exemplo, o conceito das relações entrecortantes de corpos rochosos (Fairchild *et alii*, 2000). A tectônica do sal também fornece bons exemplos de inversão da ordem natural de camadas. Quando propôs o princípio da superposição, Steno também reconheceu que os sedimentos depositam-se de modo horizontal ou sub-horizontal.

– **Princípio do Uniformitarismo ou Atualismo** – postula que o presente é a chave do passado. Esta máxima, cunhada por Charles Lyell, no século XIX, reflete, na verdade, grande parte dos conceitos de James Hutton desenvolvidos no século XVIII. De acordo com as concepções de Hutton, os processos geológicos (naturais) hoje atuantes na Terra, não diferem, essencialmente, em natureza e intensidade dos processos que atuaram em épocas anteriores. Este pesquisador escocês acreditava que a Terra sempre foi o que é hoje, o que rompia, naquela época, com o paradigma da "**Terra recém-criada**", de acordo com os pressupostos bíblicos. É célebre a frase de Hutton onde o mesmo afirmava que não encontrava **nenhum vestígio do começo e nenhuma perspectiva do fim**, ao investigar os registros grafados nas rochas.

De acordo com Fairchild *et alii* (2000), com o desenvolver das pesquisas e do conhecimento geológico, o **Uniformitarismo**, como proposto por Lyell, revelou-se dogmático demais. Deste modo, atualmente prefere-se para este princípio o termo **Atualismo**. Com isto, abole-se a conotação de estrita igualdade das condições entre o presente e o passado da Terra. De fato, as condições da superfície da Terra foram necessariamente diferentes das atuais diante da inexistência de vegetação, há cerca de 400 Ma anos (Fairchild *et alii*, 2000). O próprio surgimento da vida e sua posterior evolução indicam diferenças no passado terrestre, já que a biota variou bastante durante a evolução da Terra. Comparando-se os depósitos dos tempos cretáceos com os atuais, é possível também se perceber a diferença entre o presente e o passado. Em algumas idades deste período geológico, a circulação oceânica teria sido necessariamente diferente da atual, diante da ausência de gelo nas calotas polares. Como se sabe, durante o Cretáceo imperava na Terra um clima mais quente do que o atual (*Greenhouse phase*), mas os processos e as leis físicas mantiveram-se como as atuais.

– **Princípio da Evolução Biológica** – postula que a vida evoluiu durante o tempo geológico e que esta evolução é marcada pelo surgimento e extinção de uma infinidade táxons. A evolução da vida é unidirecional e irreversível, de acordo com o princípio. A formulação deste princípio deve-se, em grande parte, a William Smith, engenheiro inglês que trabalhou em várias regiões da Inglaterra e Escócia, em fins do século XVIII e início do XIX. Durante sua vida profissional, Smith observou que as camadas sedimentares possuíam seus fósseis característicos e passou a distingui-las, em mapas geológicos, a partir destes achados. Posteriormente, os trabalhos de Georges Cuvier, Charles Lyell e Charles Darwin deram o respaldo científico ao Princípio da Evolução Biológica.

Com o avançar dos estudos, percebeu-se que o conhecimento da distribuição dos organismos fósseis nos estratos sedimentares poderia ser empregado como um instrumento de datação relativa destes estratos. Em contrapartida, também com o avançar das pesquisas, surgiu o conceito denominado "**Efeito Lázaro**" (expressão cunhada por Jablonsky, 1986), que defende a possibilidade de surgimentos e extinções locais (e não globais) de táxons em função de variações ambientais. Este efeito, de fato existe, mas é raríssimo.

– **Princípio da correlação de fácies (Lei de Walther)** – este princípio, formulado no século XIX, estabelece, segundo Mendes (1984, p. 125), que "*a sucessão vertical de fácies, tanto em uma transgressão como em uma regressão, reflete, essencialmente, a ordem de distribuição horizontal dessas mesmas fácies*". Na verdade, o padrão da distribuição das fácies sedimentares será reflexo principalmente das oscilações do nível de base da área em estudo, durante a deposição dos sedimentos. O princípio da correlação de fácies, entretanto, só tem plena aplicação em áreas que não passaram por marcantes processos tectônicos e/ou erosivos. A atuação de tais processos, imprimindo nas seções falhamentos, dobramentos e superfícies de discordância modificará a distribuição horizontal das fácies, o que limita o princípio.

Em linhas gerais são estes os quatro princípios que norteiam os estudos estratigráficos, sempre comprometidos em reconhecer a idade dos depósitos sedimentares e seus ambientes de origem. Ora, em muitos ambientes sedimentares antigos, à luz da presença dos fósseis, a vida esteve presente. Assim, a Paleontologia pode prestar um auxílio substancial ao entendimento da evolução das áreas sedimentares. Como se sabe, este ramo das geociências dedica-se ao estudo dos restos orgânicos e de suas evidências que ficaram preservados nas rochas, com o objetivo maior de conhecer e entender a evolução e transformações da vida. Este conhecimento, do ponto de vista pragmático, tem imensa aplicação estratigráfica, alicerçado nos quatro princípios acima enunciados. O conhecimento bem fundamentado da distribuição dos táxons nas seções sedimentares e no tempo geológico permite a datação das rochas (princípios da superposição e da evolução biológica). Trata-se, aqui, de um conhecimento empírico, cumulativo, obtido com a investigação de uma infinidade de seções distribuídas por todo o globo.

Do mesmo modo, o conhecimento dos hábitos de vida das espécies fósseis e das características ambientais necessárias à sua presença nos ambientes antigos colabora para a elucidação do contexto ambiental em que os sedimentos foram depositados. Tem-se, aqui, o Princípio do Atualismo ("o presente é a chave do passado").

Finalmente, os organismos fósseis também são componentes que integram **as fácies sedimentares**, cuja definição bastante simplificada seria a soma de todos os atributos de um depósito sedimentar. Assim, a simples presença destes restos orgânicos, somado a outras características, pode auxiliar na definição e verificação das fácies e na aplicação da Lei de Walther.

Os Microfósseis

O universo da Paleontologia talvez seja o mais amplo de todas as geociências. Como lida com o estudo detalhado das formas de vida do passado, miríades de táxons integram este universo, o que, mais uma vez, enseja divisões e especializações. Do ponto de vista aplicado à Geologia, talvez a Micropaleontologia seja o ramo paleontológico que mais informações presta ao conhecimento e caracterização da idade e dos ambientes de deposição que ocorreram em uma bacia sedimentar. Isto porque os microfósseis jazem nos depósitos sedimentares numa quantidade infinitamente maior do que os macrofósseis. E, mais uma vez, cada grupo microfóssil, compreende, por si só, um objeto de estudo. Assim, especialistas são formados por grupo microfóssil. Dependendo do grupo, às vezes encontram-se micropaleontólogos especializados em determinado grupo por intervalo de tempo. Vale lembrar que a micropaleontologia interessa-se pelo estudo dos restos orgânicos de dimensões reduzidas, cuja observação só é possível por meio de lupas e/ou microscópios.

Os microfósseis são partículas de origem orgânica de dimensões extremamente reduzidas que geralmente não ultrapassam 5 mm de tamanho (exceção feita para alguns foraminíferos). Deste modo, são principalmente encontrados em depósitos com granulometria fina, com as dimensões do silte e da argila, genericamente denominados pelitos ou lutitos. Há microfósseis de hábito planctônico e de hábito bentônico. Os planctônicos flutuavam nas partes mais superficiais dos corpos aquosos, sendo, por isso, dispersos com maior facilidade por vastas regiões marinhas do globo, em face da circulação oceânica. Em face desta dispersão, considera-se que os fósseis planctônicos têm um caráter mais **cosmopolita**. Os bentônicos, por seu turno, viviam no substrato, na interface água sedimento, ou ligeiramente enterrados neste. Há, outrossim, microfósseis de origem exclusivamente continental (grãos de pólen e esporos) e microfósseis de origem marinha. Há, ainda, aqueles que habitavam estes dois grandes ambientes. Muitas das características dos microfósseis (hábitos de vida, ambientes em que habitavam, paleobiologia, modo de reprodução, entre outras) são obtidas por meio da observação e do estudo dos seus representantes recentes, ou espécimes com morfotipos similares do mesmo grupo biológico, numa clara referência ao **Princípio do Atualismo**.

Nos capítulos seguintes, os principais grupos microfósseis são descritos com detalhe e rigor, tanto do ponto de vista da aplicação geológica quanto de sua paleobiologia e taxonomia. Na figura 1.1 ilustram-se as faixas de ocorrência de alguns desses grupos, todos empregados nos estudos das bacias brasileiras e na **Geologia do Petróleo**.

Cada grupo microfóssil tem as suas peculiaridades que, algumas vezes, facilitam bastante seu pleno emprego em estudos aplicados. Assim, cada um deles é preferencialmente direcionado para a busca de determinadas respostas. Em termos de datação de rochas sedimentares (bioestratigrafia), por exemplo, os nanofósseis calcários, entre outros, são amplamente empregados na seção meso-cenozoica marinha das bacias sedimentares. Trata-se de um grupo cujo processamento das amostras para a recuperação e observação dos exemplares é bastante rápido e não requer produtos químicos (baixo custo). Além disso, a tarefa de reconhecimento dos táxons é relativamente rápida se comparada à dos outros grupos microfósseis. Decorrência destas características, há muitas situações, na Geologia do Petróleo, em que, durante a perfuração de um poço, um especialista é deslocado para a sonda com o objetivo de investigar as amostras *in locu*, assim que as mesmas são obtidas. Procedimentos deste tipo podem promover uma economia bastante significativa para a operação de perfuração e/ou permitir a obtenção de amostras especiais com maior precisão.

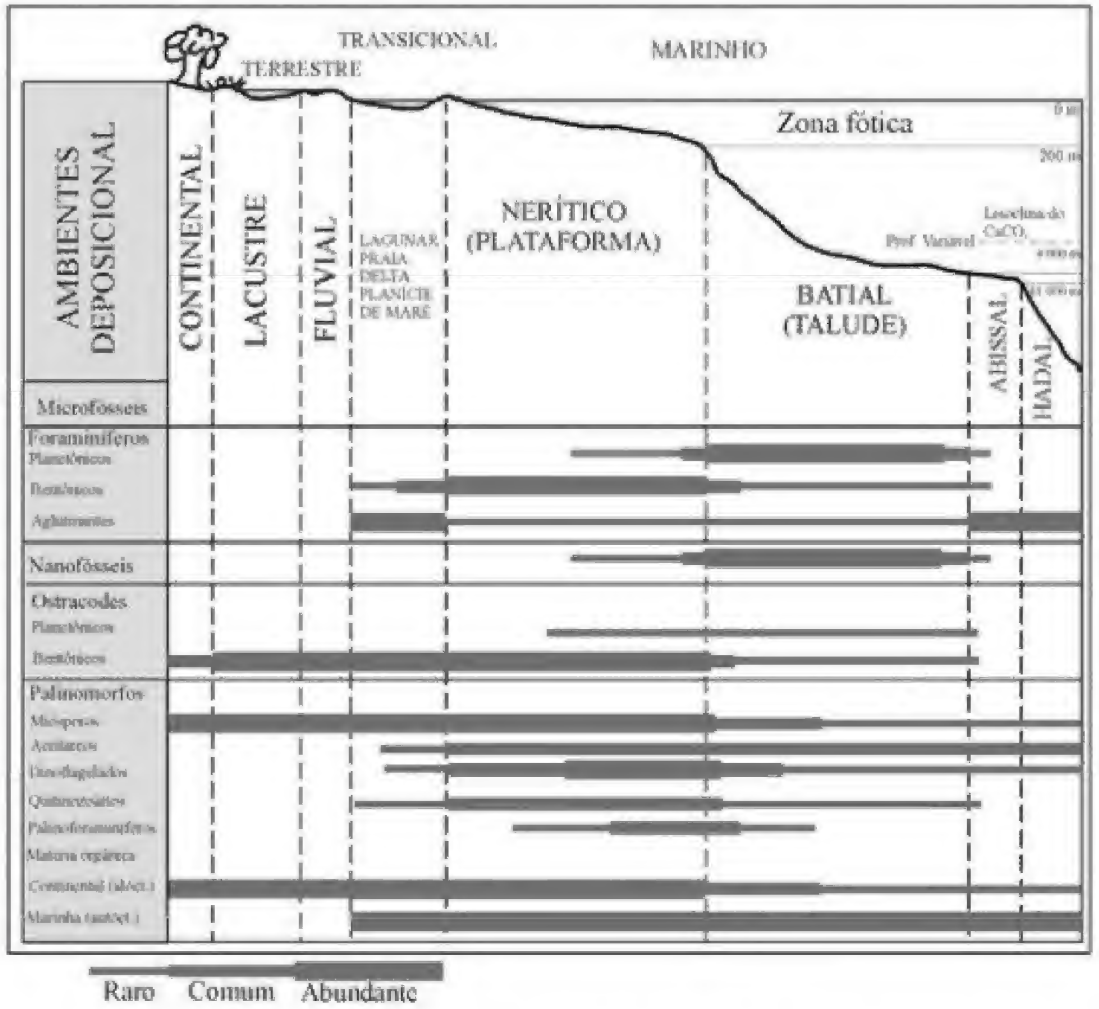


Figura 1.1 Distribuição paleoambiental de alguns grupos microfósseis (modificado de Antunes & Melo, 2001).

Imagine-se que em uma determinada área sedimentar não haja interesse exploratório para petróleo em depósitos mais antigos do que o Paleoceno. Deste modo, o envio de um nanoplanctonista (micropaleontólogo que investiga o nanoplâncton calcário) para a sonda de perfuração, com o objetivo de identificar o topo desta época, pode reduzir significativamente o aluguel diário da sonda. Como se sabe, o valor da diária paga por estes equipamentos não raro supera a dezenas/centenas de milhares de dólares.

Numa outra situação, imagine-se que exista interesse em obter amostras especiais (testemunho) de uma seção em particular (uma seção considerada geradora de petróleo e que estudos prévios indiquem que a mesma pertença ao Aquitaniano – base do Mioceno inferior). Mais uma vez, o envio de um nanoplanctonista para a sonda permitirá, com a análise das amostras, identificar com mais precisão a proximidade do nível estratigráfico a ser testemunhado.

Bioestratigrafia

A bioestratigrafia objetiva estudar e caracterizar as camadas sedimentares a partir das suas associações fósseis. De acordo com tal objetivo, as camadas que constituem uma sucessão sedimentar não serão individualizadas e reconhecidas por seus atributos litológicos. Num estudo de natureza bioestratigráfica, tais camadas serão divididas em **unidades bioestratigráficas** a partir exclusivamente de seu conteúdo (micro) fossilífero. Assim, dois ou mais tipos litológicos podem pertencer a uma mesma unidade bioestratigráfica. De modo semelhante, uma determinada litologia pode conter várias unidades bioestratigráficas. Imagine-se, por exemplo, uma pilha sedimentar pelítica (intercalação de folhelhos e margas) depositada em ambiente marinho e acumulada durante o Meso-Cenozoico. Como a vida evoluiu com o escoar do tempo geológico, esta pilha deve guardar uma infinidade de organismos fósseis com associações de espécies diferentes de um intervalo para outro, pois terão sido formadas em distintos intervalos do tempo geológico. Deste modo, compete à bioestratigrafia reconhecer estas diferenças e propor unidades bioestratigráficas a partir das mesmas. Com este exemplo pode-se apreender que as unidades bioestratigráficas, na maioria das vezes, possuem valor cronoestratigráfico, permitindo, portanto, a datação relativa das rochas.

Vale resgatar que William Smith quando representou as camadas litológicas em mapas geológicos da Inglaterra e da Escócia, estava representando, na verdade, unidades bioestratigráficas, uma vez que se valeu dos fósseis para diferenciá-las.

A. Estabelecimento de Unidades Bioestratigráficas

As unidades bioestratigráficas são consideradas unidades estratigráficas e devem ser propostas de acordo com as regras firmadas nos códigos de nomenclatura estratigráfica. É importante a proposição de tais regras para que haja certa homogeneidade de critérios no estabelecimento e posterior reconhecimento e utilização dessas unidades. Não obstante, com vistas a absorver conceitos emergentes e de aplicação comprovada, de tempos em tempos, os códigos são revisados, objetivando-se a incorporação destes novos conceitos. Dentre os vários códigos difundidos na literatura, destaca-se o **Código Norte Americano de Nomenclatura Estratigráfica** (NASC, 2005), editado pela *American Association of Petroleum Geologists*. Anterior a esta edição havia o NASC (1983). No Brasil, há o Código de Nomenclatura Estratigráfica, produzido pela *Sociedade Brasileira de Geologia* (Petri *et alii*, 1986), que também dá orientações sobre tema.

Dentre seus vários ditames, com relação à bioestratigrafia, o NASC (2005) regulamenta que:

a) uma unidade bioestratigráfica constitui-se em um pacote de rocha definido ou caracterizado por seu conteúdo fóssil (artigo 49);

b) os fósseis empregados para a definição de uma unidade bioestratigráfica devem ser contemporâneos à deposição dos sedimentos (artigo 49, obs. c) Assim, fósseis retrabalhados ou ressedimentados não devem ser empregados em sua definição. Do mesmo modo, fósseis intromissos (mais novos) não devem ser utilizados. Além de não serem contemporâneos, tais restos orgânicos, ainda que colocados na associação por processos naturais, devem ser vistos como elementos "contaminantes". Não obstante, em uma investigação bioestratigráfica, as ocorrências desses táxons devem ser anotadas para posterior interpretação. A dimensão dos processos de retrabalhamento, ressedimentação e intromissão podem ser de várias escalas: tanto local como regional. A título de exemplo cita-se o trabalho de Arai (2002) que comenta a presença e o significado de palinomorfos paleozoicos retrabalhados em meio a associações do Cretáceo em algumas bacias brasileiras. O exemplo citado objetiva deixar claro que não teria sentido definir unidades bioestratigráficas cretáceas a partir de palinomorfos do Paleozoico;

c) **Biozona** é a unidade bioestratigráfica fundamental que pode ser subdividida total ou parcialmente em **sub-biozonas (subzonas)** (artigo 53, obs. c). Anteriormente (NASC, 1983), a unidade fundamental da bioestratigrafia denominava-se **Zona**. Um conjunto de zonas poderia formar uma **Superzona** e uma zona poderia ser dividida total ou parcialmente em **Subzonas**. Na literatura micropaleontológica brasileira encontram-se exemplos de vários trabalhos que seguiram os procedimentos difundidos no NASC (1983) e em outros códigos mais antigos. Por uma questão de simplicidade, em trabalhos cotidianos, quando se discorre a respeito da abrangência ou do comportamento de unidades bioestratigráficas, o termo biozona é amplamente empregado, sem se levar em conta o grau hierárquico da unidade que se discute. Por outro lado, quando da proposição destas unidades, deve-se deixar bem claro qual é o *status* hierárquico da mesma;

d) toda biozona formalmente proposta tem um nome que será dado a partir de um ou mais táxons que ocorrem em seus estratos (artigo 54 obs. a). Assim, por exemplo, há a Biozona *Discoaster quinqueramus* de nanofósseis, *Contusotruncana fornicata* de foraminíferos, *Pseudoceratium anaphrissum* de dinoflagelados, entre uma infinidade de outras. Não obstante estes nomes formais, é comum referirem-se às biozonas por códigos, o que facilita sobremaneira a comunicação entre profissionais de diferentes especialidades. É mais fácil discutir com um geofísico ou um geólogo a respeito da ocorrência ou da amplitude cronoestratigráfica da unidade NN11 do que da Biozona *Discoaster quinqueramus*, embora as duas denominações tenham o mesmo significado bio e cronoestratigráfico empregado por Martini (1971), quando propôs um conjunto de biozonas que caracterizam o Eratema Cenozoico;

e) toda biozona proposta para uma região sedimentar deve contar com, pelo menos, uma seção de referência e o cumprimento deste quesito é de fundamental importância (artigo 54, obs. e). Uma unidade bioestratigráfica é um corpo tridimensional de rocha e que ocorre, portanto, em vários locais da região em estudo. Assim, quando de sua proposição, a seção ou seções de referência serão provas plenas do que se acredita ser a existência da unidade. A citação explícita destas seções facilita bastante estudos de revisão e outros trabalhos que venham a ser desenvolvidos na área onde foi proposta. Uma biozona é uma unidade material, física. Deste modo, não se deve propor unidades deste tipo a partir somente de consultas bibliográficas, embora estas consultas possam contribuir sobremaneira para caracterizar vários aspectos da unidade em proposição. Para a definição de uma biozona faz-se necessário certificar-se da existência e ocorrência da mesma. A proposição de biozonas é o resultado do conhecimento empírico que se obtém ao se estudar as associações e sucessões de fósseis de uma bacia sedimentar. Com a proposição de biozonas, estudos posteriores, que contribuam para o aumento do conhecimento da distribuição das associações que as definem podem levar ao rearranjo e subdivisão das mesmas.

B. Principais Tipos de Biozonas

O NASC (2005, art. 50) cita que se podem definir cinco tipos de biozonas assim denominadas: biozonas de amplitude, biozonas de intervalo, biozonas de linhagem, biozonas de associação e biozonas de abundância. O NASC (1983, art. 49), numa visão mais resumida, apresentava, apenas, três tipos principais (intervalo, associação e abundância), que, efetivamente, são os mais empregados nos estudos micropaleontológicos. Em função disso, comentam-se aqui apenas estes três tipos, cujas representações podem ser vistas na figura 1.2. Destes tipos, apenas a zona de associação não tem os limites perfeitamente definidos. Para os outros dois, os limites são indicados a partir de eventos paleobiológicos pontuais.

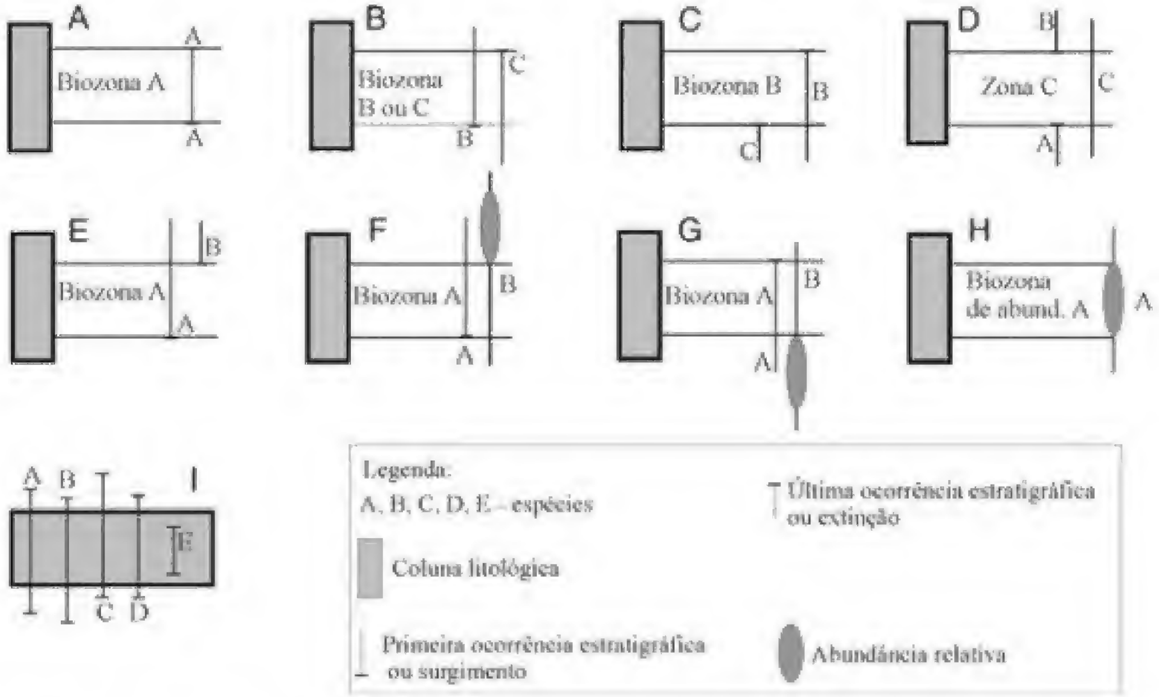


Figura 1.2 Principais tipos de biozonas: (A-G) Biozonas de intervalo. (H) Biozona de abundância. (I) Biozona de associação.

Outras denominações: (A) Biozona de amplitude. (B) Biozona de amplitude concorrente. (C) Biozona diferencial superior. (E) Biozona diferencial inferior.

Uma **biozona de intervalo** é definida como um pacote de rocha limitado por ocorrências mais superiores ou mais inferiores de determinadas entidades taxonômicas. Nestes casos, tais ocorrências geralmente encontram-se relacionadas ao aparecimento ou desaparecimento estratigráfico de entidades taxonômicas, na coluna sedimentar, e podem ter relação com o surgimento e/ou extinção das mesmas. Assim, nesta modalidade de biozona, a sua identificação baseia-se na identificação de dois *data* (base e topo, dois biorizontes) e não na associação fóssil como um todo. Eventualmente, a identificação de inícios e/ou fins de acmes (**acme = abundância relativa de determinada entidade taxonômica**) também podem fornecer biorizontes para a definição deste tipo de biozona. Na proposição e identificação das biozonas de intervalo, valorizam-se muito mais os seus limites do que a associação que ela encerra, embora esta associação seja importante para a sua caracterização. Alegoricamente pode-se dizer que é possível "colocar o dedo" no biorizonte que limita uma unidade da outra. A figura 1.2A-G apresenta todos os casos possíveis para as zonas de intervalo. Por conta da precisão dos limites, biozonas de intervalo costumam ter maior aplicação do que aquela de associação, comentada abaixo.

O exemplo ilustrado na figura 1.2A é também conhecido como **biozona de amplitude** e apresenta a seguinte definição:

Biozona A – intervalo situado entre a primeira ocorrência estratigráfica do táxon A (base) e a última ocorrência estratigráfica do táxon A (topo). NASC (2005) informa que a amplitude do táxon A deve ser estratigráfica e geográfica.

A biozona ilustrada na figura 1.2B é também conhecida como **biozona de amplitude concorrente** e apresenta a seguinte definição:

Biozona C ou Biozona B – intervalo situado entre primeira ocorrência estratigráfica do táxon B (base) e a última ocorrência estratigráfica do táxon C (topo). A escolha da denominação **B** ou **C** para a biozona é subjetiva e dependerá da maior expressão dos táxons envolvidos no corpo da biozona.

A biozona da figura 1.2C também é referenciada como **biozona diferencial superior**. O leitor é convidado a exercitar mentalmente a definição dos outros tipos de zona de intervalo representados entre as figuras 1.2C-1.2G. A definição/identificação dessas biozonas em uma seção sedimentar pode ser feita a partir de investigações qualitativas. A simples presença constante de um táxon em um nível estratigráfico, associado à sua ausência em outro nível superior ou inferior àquele, pode indicar um dos limites da unidade.

Na figura 1.2D, pode-se perceber claramente a valorização dos biorizontes em detrimento da associação fóssil que a biozona encerra. Como pode ser visto, os táxons, cujos eventos biológicos definem a base e o topo da unidade, não ocorrem em seu interior. Por isso, a biozona teve a denominação de **C**, em alusão a esta entidade que ocorre na seção, tanto no interior da unidade quanto fora dela.

A **biozona de abundância** é definida como um pacote de rocha em que a abundância de um determinado táxon é maior do que nas seções adjacentes (figura 1.2H). Deste modo, seus limites são definidos a partir da detecção do início (base) e do fim (topo) da abundância quando estes limites foram bem definidos. Sua identificação, na maioria das vezes, é realizada qualitativamente. É desejável, portanto, que a abundância seja flagrante, explícita.

Biozonas de abundância podem ter aplicação limitada, já que a ocorrência exacerbada de certo táxon, no registro geológico, pode ser controlada por processos ecológicos, tafonômicos ou diagenéticos (NASC, 2005). Assim, em muitos casos, a expressão geográfica das biozonas de abundância pode ter caráter mais local. Imagine-se, por exemplo, o fenômeno das marés vermelhas, circunscrito a uma determinada área. Como se sabe, este fenômeno ecológico é evidenciado pela proliferação anômala de algas dinoflageladas. Se tais fenômenos, ocorridos no passado, tiveram perenidade geológica suficiente, possibilitando o acúmulo e preservação dos organismos nos depósitos sedimentares marinhos, uma biozona de abundância poderia ser reconhecida e definida, se tais depósitos fossem investigados.

Por outro lado, sabe-se, hoje, da ocorrência de eventos paleoceanográficos que possibilitaram a proliferação de táxons planctônicos por extensas áreas geográficas. É o caso da proliferação do gênero de nanofósseis conhecido por *Braarudosphaera* (em particular da espécie *B. bigelowii*) que em parte dos tempos oligocenos passou a dominar amplas regiões do Atlântico Norte e Sul, permitindo a formação de uma **vasa** (rocha originada pelo acúmulo de carapaças), conhecida mundialmente como *Braarudosphaera chalk* (Shimabukuro, 1994). Esta camada de **calcilutito** (carbonato formado por grãos do tamanho argila – lama carbonática) ocorre, igualmente, em algumas bacias da margem brasileira e constitui-se em excelente *datum* para correlações geológicas, sendo denominado localmente como "Marco Azul" (figura 1.3). Poderia ser o caso, se houvesse interesse, de definir uma biozona de abundância de *Braarudosphaera* spp. que seria constituída por toda a camada do calcilutito.

Na história quaternária recente do nanoplâncton calcário, verifica-se o fenômeno global de proliferação exagerada da espécie *Emiliania huxleyi*, em relação a outros táxons. Os registros geológicos indicam que os cocólitos desta espécie, nos tempos pleistocênicos-holocênicos (de 0,085 Ma até hoje), passaram a se acumular em larga abundância nas camadas sedimentares superficiais dos fundos oceânicos. Esta constatação levou Gartner (1977) a definir a Biozona de abundância *Emiliania huxleyi*. Maiores detalhes a respeito deste exemplo e de outros relacionados às biozonas de abundância quaternárias, podem ser obtidos em Antunes (2007).

Finalmente, uma **biozona de associação** pode ser definida como um pacote de rocha caracterizado pela associação de três ou mais entidades taxonômicas, as quais permitem distingui-las das associações adjacentes (figura 1.2I). Nesta modalidade biozonal, torna-se muito mais importante a associação fossilífera que a define do que os seus limites propriamente ditos.

Deste modo, em face de seu caráter pouco diferenciado em relação aos limites, esta modalidade não tem sido muito empregada, na atualidade, na proposição de unidades bioestratigráficas, especialmente quando se trabalha com microfósseis. Em contrapartida, biozonas de associação podem levar a interpretações mais detalhadas desde que se encontrem inseridas (como subzonas) em biozonas de intervalo.

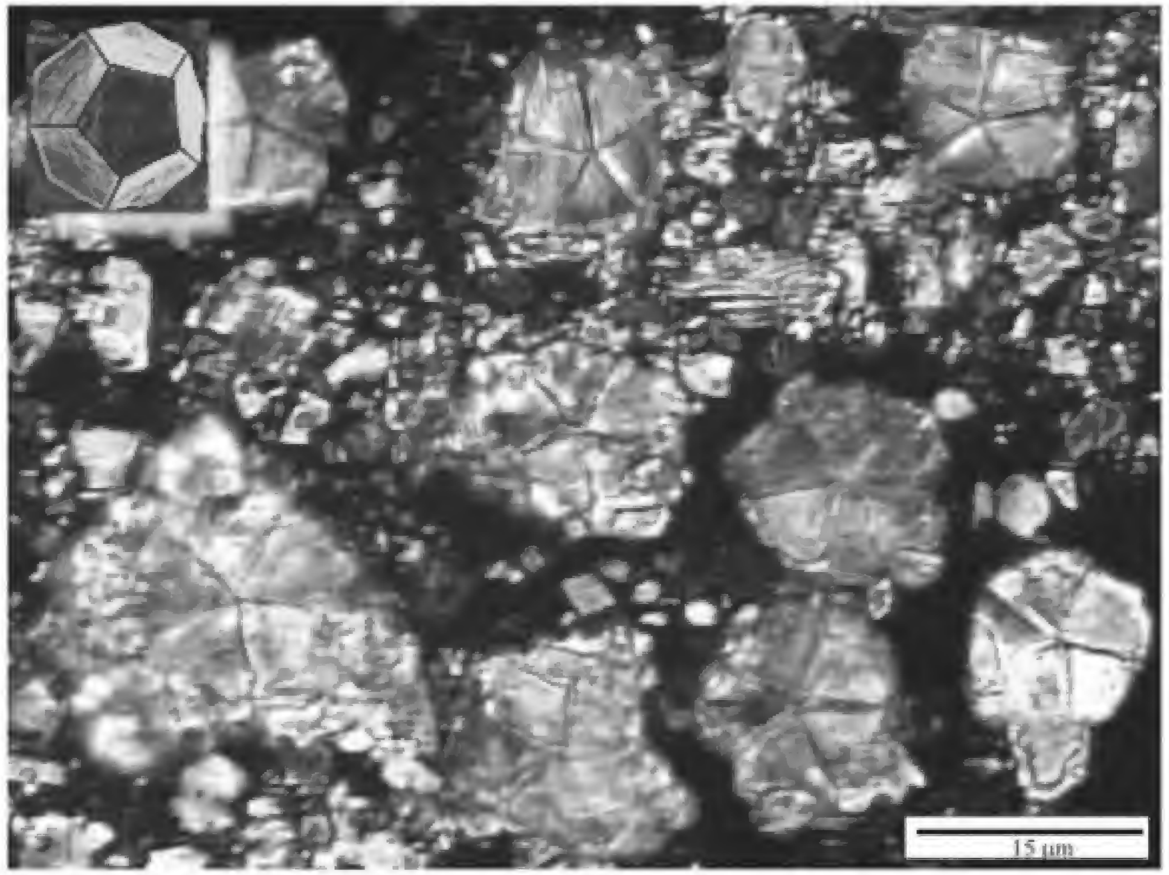


Figura 1.3 Fotografia do *Braarudosphaera* chalk (= Marco azul). Exemplares do gênero *Braarudosphaera* (cocolitoforídeo) – pentágonos observados na fotografia. Fotografia tomada ao microscópio óptico. (Fonte: PETROBRAS/CENPES/PDEXP/BPA).

Canto superior esquerdo – fotografia da alga completa (Winter & Sisser, 1994 *apud* Antunes, 1997).

É objetivo único da bioestratigrafia detalhar e individualizar as camadas sedimentares a partir do estudo dos fósseis. Com este paradigma em mente, por vezes, alguns bioestratígrafos, objetivando oferecer um detalhamento maior para uma seção, valem-se de outro recurso para definir biozonas de intervalo. Ao invés de identificarem verdadeiras últimas e/ou primeiras ocorrências estratigráficas para definir limites de unidades bioestratigráficas valem-se do que foi cunhado como **primeira e/ou última ocorrência comum** de determinados táxons. Este é um procedimento adotado quando se verifica que o surgimento ou extinção ocorre de modo bastante gradativo não sendo possível assinalar, com precisão, o ponto exato do evento biológico em uma seção sob investigação. Deste modo, preferem definir os limites da unidade no ponto em que a ocorrência do táxon passa a ser a primeira ocorrência comum ou a última ocorrência comum. A figura 1.4 ilustra apenas duas situações possíveis. A linha cheia representa a ocorrência constante em uma determinada seção; a tracejada, a ocorrência esporádica. Deve ficar claro que esta ocorrência constante não caracteriza um intervalo de abundância dos táxons envolvidos.

Na verdade, muitas vezes a identificação precisa dos limites de uma biozona de intervalo é uma questão de sorte. Primeiras e últimas ocorrências de táxons, relacionadas ao surgimento e extinção, respectivamente, costumam ter rara expressão nas amostras. Assim, é possível que o bioestratígrafo ao analisar estas amostras não perceba a presença do táxon (em função de sua baixíssima frequência) cujo evento de surgimento ou extinção define a biozona.

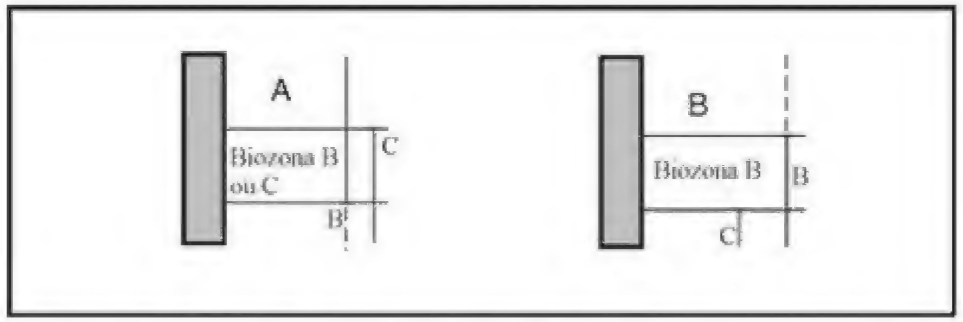


Figura 1.4 Biozonas de intervalo definidas com base em primeira ocorrência comum (A) e última ocorrência comum (B). Legenda de acordo com a figura 1.3.

Eventos Biológicos do Passado: Isócronos ou Diácronos?

O tempo geológico é também tratado nos códigos de nomenclatura como uma unidade estratigráfica. Desta vez, entretanto, deve-se ter em mente que não se trata de uma unidade material, objetiva. As unidades geocronológicas, que lidam com a divisão do tempo, são unidades abstratas, imateriais. Não se pode "tocar" no tempo. Em contrapartida, as outras unidades são objetivas e existem fisicamente. Unidades bioestratigráficas, litoestratigráficas, cronoestratigráficas, entre outras, são unidades materiais, representadas por seções rochosas. Neste ponto há que se distinguir **cronoestratigrafia de geocronologia**. Uma unidade cronoestratigráfica é um pacote de rocha formado em um intervalo de tempo. Este intervalo de tempo poderá compor uma unidade geocronológica. Assim, por exemplo, o Sistema Cretáceo (unidade cronoestratigráfica) refere-se a todas as rochas formadas durante o Período Cretáceo (unidade geocronológica).

Um dos parâmetros, aliás, o mais antigo, escolhido para estimar o tempo geológico, é justamente a evolução da vida. Marcantes modificações, e às vezes nem tanto, na biota do passado, e que se encontram registrados nas rochas sedimentares, serviram e ainda servem de indicadores para a proposição de várias unidades cronoestratigráficas. Extinções catastróficas ocorridas no passado indicam os limites dos eratemas (e, por conseguinte das eras) Paleozoico e Mesozoico. Do mesmo modo, a "explosão" vigorosa da vida marca o início do Paleozoico (Período Cambriano). Poderia ser concluído, portanto, que os eventos paleobiológicos são isócronos, uma vez que as unidades cronoestratigráficas têm limites isócronos por definição. Todavia, não é bem assim. Um evento biológico quando acontece, ocorre primeiro em uma determinada região, para depois, de modo mais ou menos gradativo, passar a ocorrer em outras. Assim, gradativamente, vai se tornando presente em amplas áreas do planeta. E a velocidade dessa gradação fará com que o evento seja mais ou menos diácrono (ou isócrono). Em geral, eventos (de surgimento ou de extinção) relacionados a organismos marinhos planctônicos apresentam pouco diacronismo. Todavia, as unidades bioestratigráficas propostas a partir dos mesmos, não raro assumem também um papel cronoestratigráfico, embora sejam conceitualmente diácronas. Em função disso, muitas vezes fala-se em intervalo biocronoestratigráfico, já que as biozonas podem ser vistas como unidades cronoestratigráficas de pequena amplitude geocronológica.

Na verdade, o diacronismo dos eventos fósseis só pode ser percebido por meio da comparação com eventos de outras naturezas que sabidamente sejam mais "isócronos" do que os fósseis. Os estágios isotópicos do Oxigênio (especialmente no Neógeno), indicando variações climáticas globais, as reversões do campo magnético terrestre, entre outros, são fenômenos empregados para se estimar o diacronismo dos eventos fósseis.

Em função da necessidade de reconhecimento de eventos mais isócronos, muitos dos limites das unidades cronoestratigráficas, originalmente baseadas em eventos fósseis, têm sofrido emendas na busca de um melhor isocronismo para os seus limites. Deste modo, há na atualidade alguns limites cronoestratigráficos que são baseados em anomalias químicas (o limite Cretáceo/Terciário, o limite Paleoceno/Eoceno) e em reversões do campo magnético terrestre (unidades magnetoestratigráficas). Não obstante, para a caracterização dos limites há que se considerar o conteúdo paleontológico de seus estratos de referência (seção tipo). Do mesmo modo, para o reconhecimento destas unidades em seções fora da área de sua definição, há de se conferir o conteúdo fossilífero. Anomalias químicas e reversões magnéticas são eventos recorrentes (cíclicos) e se repetem na sucessão litológica, diferentemente da evolução da vida.

Arcabouços Bioestratigráficos

A expressão **arcabouço bioestratigráfico** refere-se ao conjunto de biozonas reconhecidas, caracterizadas e propostas para uma região, após a investigação do conteúdo fóssil que as rochas apresentam. Na elaboração de um arcabouço, que também recebe o nome de **zoneamento bioestratigráfico** ou **biozoneamento**, podem ser usados quaisquer tipos de biozonas. Todavia, geralmente no estudo dos microfósseis, as modalidades de biozonas de intervalo e de abundância são as mais empregadas, em função da objetividade em reconhecer os seus limites. Um arcabouço ou uma biozona só devem ser propostos após algum nível de estudo das sucessões das associações fósseis da área em foco. Após o seu estabelecimento, este arcabouço será visto como o padrão bioestratigráfico para a área, refletindo, portanto, o conhecimento empírico que se tem da mesma. Quando novas investigações forem realizadas, quer em afloramentos ou em amostras de poços, o arcabouço será aplicado, reconhecendo-se então, as biozonas e, por extensão, os intervalos cronoestratigráficos que as unidades indicam. Na medida em que novas informações forem incorporadas ao conhecimento, revisões do padrão devem ser realizadas adaptando-o à nova realidade.

Geralmente arcabouços bioestratigráficos em depósitos marinhos são estabelecidos principalmente a partir do estudo dos microfósseis de hábito planctônico (foraminíferos, nanofósseis, radiolários, dinoflagelados, silicoflagelados, entre outros) em face de sua maior dispersão pelos oceanos. Não obstante, organismos bentônicos ou nectônicos, como os ostracodes, algumas vezes são empregados para compor biozoneamentos, como aquele da Série Recôncavo (Viana *et alii*, 1971), elaborado a partir da investigação das rochas do sistema deposicional lacustre, registrado na seção rifte das bacias marginais brasileiras. Aliás, a maioria dos andares desta Série (Dom João, Rio da Serra, Aratu e Buracica) foram definidos com base em eventos de Ostracodes. Os andares Jiquiá e Alagoas, também pertencentes à Série Recôncavo, possuem definições diferentes, não baseadas em eventos paleobiológicos.

Miósporos (grãos de pólen e esporos) também têm sido amplamente empregados em estudos bioestratigráficos, tanto em depósitos continentais quanto em marinhos, dada a sua alta capacidade de dispersão (aérea ou por vias aquosas).

A figura 1.5 ilustra de forma esquemática um biozoneamento totalmente composto por biozonas de intervalo caracterizadas por extinções sucessivas (biozonas diferencial superior, figura 1.2C). Deve ser observado que entre os eventos biológicos de última ocorrência que balizam as biozonas, alguns outros bioeventos são assinalados.

Por exemplo: no interior da biozona H, encontram-se indicadas as últimas ocorrências dos táxons (espécies) I e J. Do mesmo modo, no corpo da biozona N, tem-se o desaparecimento dos táxons O e P. No estágio de conhecimento em que o biozoneamento foi proposto, estes eventos intrabiozonais podem ser empregados como *data* coadjuvantes para a identificação e caracterização das unidades H e N. Todavia, se investigações posteriores vierem a confirmar a constância e a ordenação (uniformidade) estratigráfica destes eventos coadjuvantes na área sob investigação, os mesmos poderão consubstanciar a proposição de novas unidades (biozonas ou subzonas), o que permitirá o incremento da resolução do arcabouço citado.

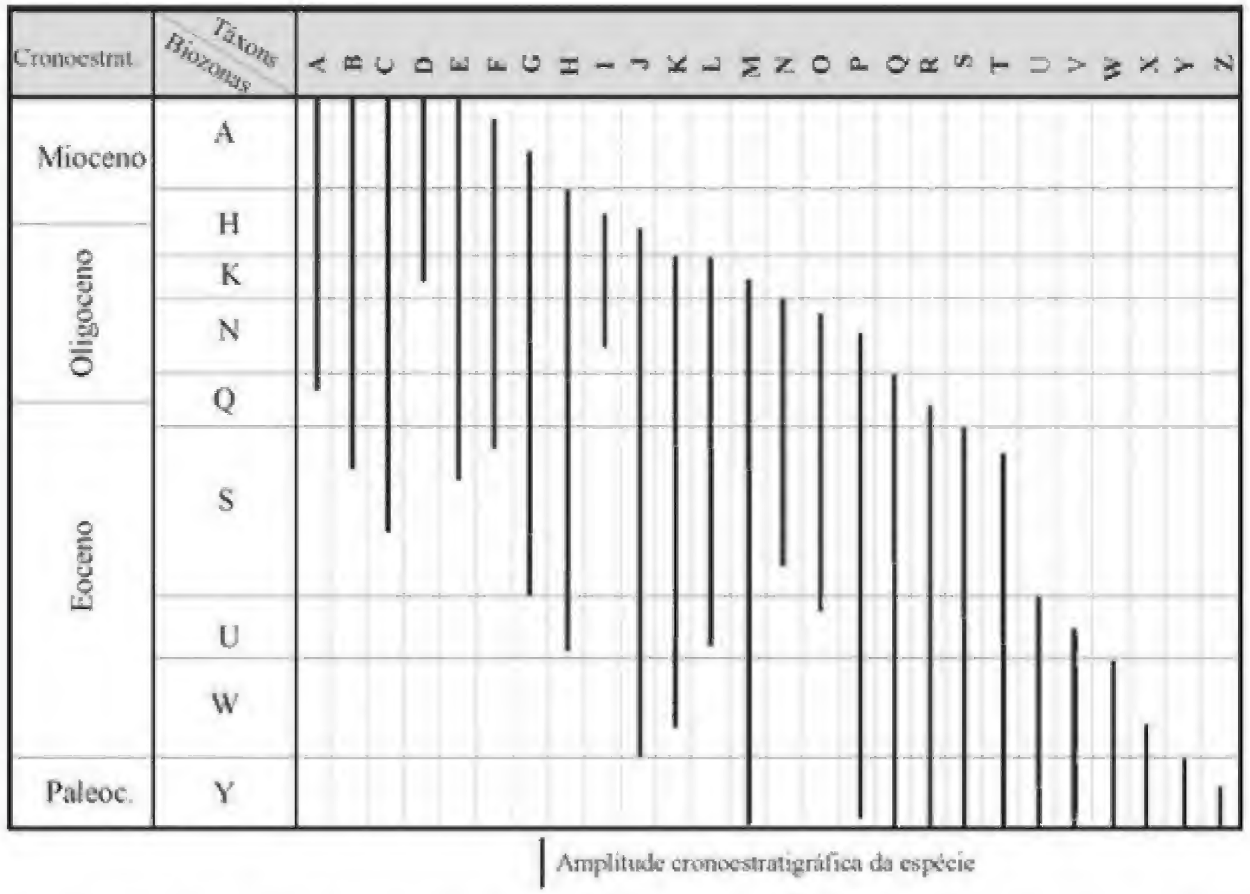


Figura 1.5 Arcabouço bioestratigráfico baseado em biozonas de intervalo (diferencial superior) para um grupo microfóssil qualquer.

A figura 1.5 espelha um arcabouço tipicamente empregado nos estudos relacionados à Geologia do Petróleo, onde a bioestratigrafia se faz a partir de eventos de última ocorrência estratigráfica, principalmente (figura 1.2C). Em contrapartida, em estudos de natureza acadêmica, realizados em seções aflorantes ou em poços com testemunhagem contínua (como aqueles do *Deep Sea Drilling Project* – DSDP – e de seu projeto sucessor, o *Ocean Drilling Project* – ODP), os arcabouços são preferencialmente arquitetados a partir de biozonas de intervalo baseadas em surgimentos sucessivos (figura 1.2E). Não obstante, outras modalidades de zonas de intervalo também são eventualmente empregadas. Com relação aos microfósseis, muitos destes arcabouços acadêmicos constituem-se em zoneamentos referenciais aceitos mundialmente e foram concebidos originalmente nas décadas de 1960 e 1970, com posteriores revisões e atualizações nas décadas seguintes. Exemplos de tais arcabouços podem ser vistos em Bolli (1966) e Martini (1971), para foraminíferos planctônicos e nanofósseis calcários, respectivamente.

De acordo com o que foi dito acima, há uma diferença básica de método de trabalho ao se proporem arcabouços bioestratigráficos acadêmicos e arcabouços para a utilização em Geologia do Petróleo. Investigações acadêmicas geralmente são realizadas em amostras isentas de contaminação, o que não ocorre na maioria das amostras de poços de petróleo, especialmente aquelas denominadas **amostras de calha**. Estas últimas, em face da natureza como são obtidas, mostram-se, na maioria das vezes, muito contaminadas. Com amostras isentas de contaminação, é possível identificar com relativa precisão o nível de surgimento dos táxons, o que é impossível quando se trabalha com amostras de calha. Além disso, ao se definirem biozonas a partir de primeiras ocorrências, jamais o seu reconhecimento poderá ser feito de modo inadequado, como, por exemplo, a partir de táxons retrabalhados. Por outro lado, no reconhecimento de biozonas delimitadas por últimas ocorrências, esta possibilidade existe.

Veja-se o exemplo ilustrado na figura 1.6A-C. Na figura 1.6A, esboça-se uma situação geológica hipotética (tomada como verdadeira), que tanto pode representar um extenso afloramento, quanto uma seção de subsuperfície. As diferentes camadas indicam diferentes biozonas (diferencial superior), que se encontram ilustradas na figura 1.6B. De acordo com a seção (figura 1.6A), percebe-se que a conformação do topo da biozona **A** pode ser o resultado de processos erosivos que ocorreram antes do término da deposição da biozona **B**. Um hiato é evidenciado no canto esquerdo da seção, onde ocorre o contato entre as unidades **A** e **C**, decorrente da ausência de **B**. Esta ausência pode ou não ter origem erosiva. Supondo-se que tenha ocorrido erosão expressiva, a mesma causou a destruição de parte dos estratos de **A** que, assim, retrabalhados foram acumulados juntamente com os depósitos da biozona **B**. Deste modo, nas camadas desta última, encontram-se também fósseis característicos e diagnósticos da unidade **A**.

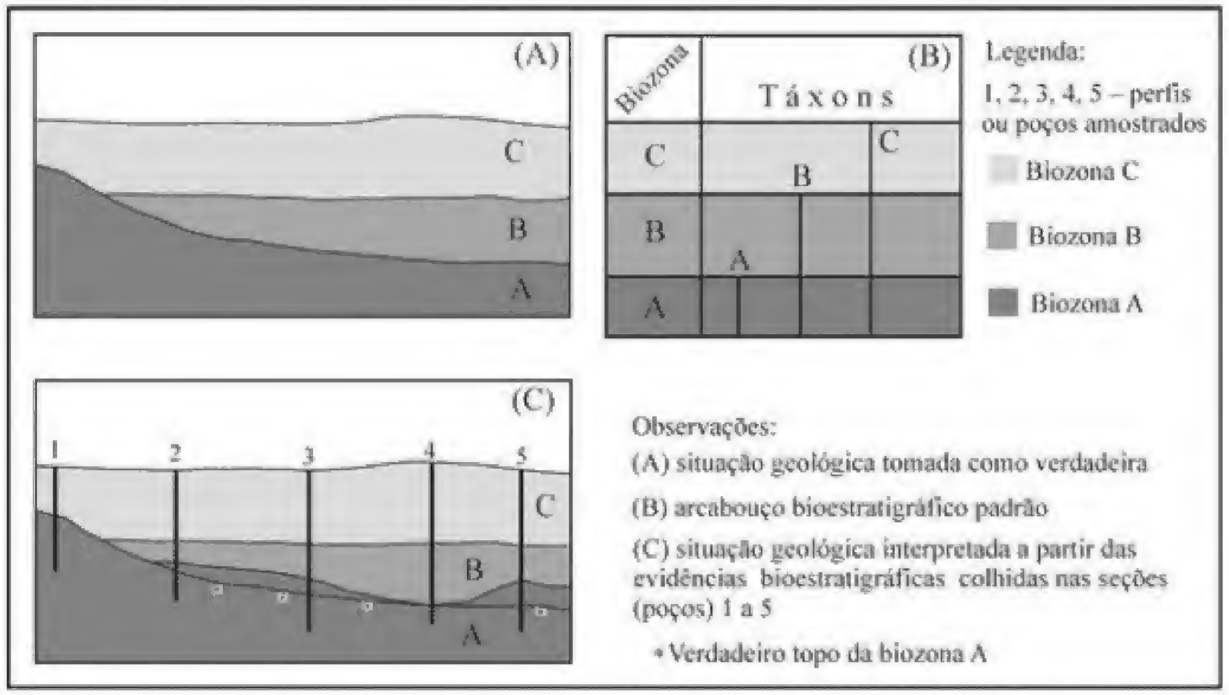

(A)
C
B
A
(B)
Biozona
Táxons
C
B
C
B
A
A
(C)
1
2
3
4
5
C
B
A
Legenda:
1, 2, 3, 4, 5 – perfis ou poços amostrados
Biozona C
Biozona B
Biozona A
Observações:
(A) situação geológica tomada como verdadeira
(B) arcabouço bioestratigráfico padrão
(C) situação geológica interpretada a partir das evidências bioestratigráficas colhidas nas seções (poços) 1 a 5
• Verdadeiro topo da biozona A

Figura 1.6 Exemplo de identificação inadequada de biozona a partir de retrabalhamento.

Um geólogo, investigando a micropaleontologia da região e tendo como padrão bioestratigráfico o arcabouço ilustrado na figura 1.6B, coletou amostras ao longo de cinco perfis representados na figura 1.6C (tais perfis, no caso de subsuperfície, seriam poços e as amostras teriam origem a partir da calha). Ao analisar os microfósseis contidos nas amostras, identificou as biozonas **C**, **B** e **A**. Entretanto, o topo da biozona **A**, nos perfis (ou poços) 2, 3, e 5, foi identificado de modo inadequado, a partir de táxons retrabalhados. E, nestes casos, não há como discernir que os fósseis da biozona **A** não se encontram *in situ*, já que no padrão existente (o arcabouço bioestratigráfico, figura 1.6B) a unidade subjacente a **B** é a própria biozona **A**. Nas cercanias do perfil (poço) 4, onde fósseis retrabalhados da biozona **A** encontram-se ausentes, esta biozona foi reconhecida apropriadamente, em sua verdadeira posição.

Com base na identificação das unidades nos cinco perfis, o geólogo esboçou correlações bioestratigráficas (figura 1.6C) que mostram um comportamento para o topo de **A** diferente da realidade. Com o término do trabalho, portanto, o resultado obtido não traduz a verdade ilustrada na figura 1.6A, especialmente com relação ao topo de **A**. E esta inadequação dificilmente poderá ser percebida por meios puramente bioestratigráficos.

Geralmente seções pelíticas contêm microfósseis de diversos grupos e, a depender do contexto paleoambiental em que os sedimentos foram depositados, um ou outro grupo pode prevalecer sobre os demais. Este fato enseja que a elaboração de arcabouços bioestratigráficos deve ser por grupo microfóssil. Em outras palavras, cada grupo microfóssil deve contar com o seu próprio arcabouço. Imagine-se uma pilha sedimentar pelítica, de larga ocorrência geográfica, formada em uma bacia. Nas camadas que a compõem, cujos depósitos foram acumulados nos mais diversos contextos ambientais, certamente ocorrerão microfósseis de diversos grupos. Assim, idealmente todos os grupos devem ser estudados com vistas a compor arcabouços bioestratigráficos. Uma vez propostos, estes arcabouços devem ser integrados e correlacionados, no que se refere à amplitude em tempo das unidades que os compõem, mesmo que estas amplitudes sejam relativas. A integração dos biozoneamentos consiste em calibrar estratigraficamente a sucessão de biozonas reconhecidas nos grupos distintos. Com este procedimento, seções coevas poderão ser reconhecidas a partir do estudo de um ou outro grupo microfóssil em amostras pertencentes àquela pilha. Do mesmo modo, em uma região onde um grupo se mostrar escasso, não proporcionando um reconhecimento seguro de biozonas, outro grupo poderá ocorrer com maior abundância, propiciando, assim, o detalhamento cronoestratigráfico desejável.

Depósitos acumulados próximo à costa deverão conter poucos foraminíferos planctônicos e nanofósseis (figura 1.1). A identificação de biozonas destes grupos, em amostras dessas seções, deve ser uma tarefa difícil, gerando resultados imprecisos, em face da escassa ocorrência de exemplares. Por outro lado, estas mesmas seções deverão conter, com maior abundância, grãos de pólen e esporos. Portanto, as biozonas de miósporos poderão ser reconhecidas com maior precisão. De modo semelhante, em depósitos batiais, o reconhecimento de biozonas de foraminíferos planctônicos e de nanofósseis deve ser mais preciso do que aquele de miósporos, em face da maior abundância dos primeiros em relação aos últimos (figura 1.1).

A figura 1.7 apresenta parte de arcabouços bioestratigráficos integrados de quatro grupos hipotéticos distintos (Grupos P, D, F e N, representados nas colunas). Nesta figura podem ser vistos ainda como os limites das biozonas de cada grupo situam-se estratigraficamente em relação aos outros. Além disso, as biozonas são associadas principalmente ao Oligoceno. Para cada arcabouço (coluna) deve existir um quadro de biozoneamento semelhante àquele ilustrado na figura 1.6, que lhe dá suporte. Podem ser vistos ainda valores numéricos (idades absolutas) para os limites de cada biozona.

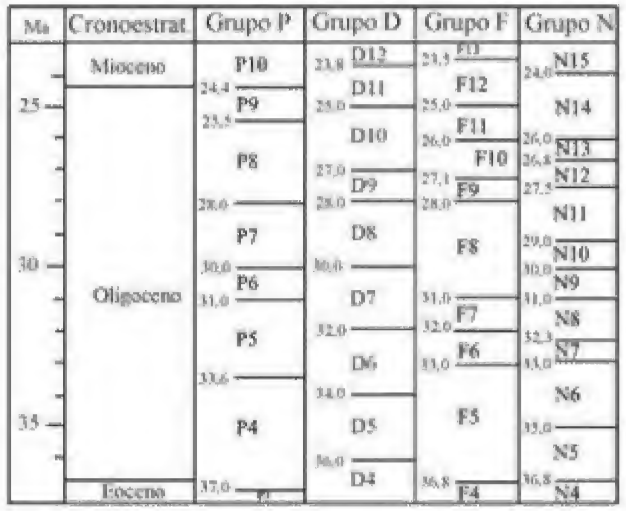


Figura 1.7 Exemplos de arcabouços bioestratigráficos e seu relacionamento estratigráfico e geocronológico (idades absolutas).

Poços de Petróleo, Amostras e os Limites das Biozonas de Intervalo

Num contexto de exploração petrolífera, um poço é uma fantástica obra de engenharia que permite testar hipóteses formuladas por geólogos e geofísicos com vistas a descobrir um jazimento economicamente viável (só se descobre petróleo perfurando poços). Poços também são perfurados com vistas à produção do petróleo descoberto. Atualmente dispõe-se de tecnologia para a perfuração de poços com trajetórias (segmentos) horizontais, cujo objetivo é incrementar a produção dos campos. Tais segmentos horizontais são projetados para atravessar horizontalmente as camadas-reservatório das acumulações, em sua maior extensão, aumentando substancialmente a drenagem do óleo contido nestas camadas ou a injeção de fluidos para manter a pressão do reservatório. Estes poços são conhecidos como **poços horizontais**.

O esquema básico de um poço de petróleo pode ser visto na figura 1.8. Em 1, 2 e 3 têm-se, respectivamente, a torre, o revestimento da parede do poço e a coluna de perfuração. Na extremidade inferior da coluna encontra-se a broca (4) que, com movimento circular em torno do eixo da coluna e sob a ação do seu peso, tritura as rochas e abre caminho para a perfuração propriamente dita. Neste componente, além de dentições que permitem a trituração das litologias, existem alguns orifícios. Durante a perfuração, é necessária a circulação constante de um fluido por toda a seção perfurada. Este fluido, denominado **lama ou fluido de perfuração**, é injetado sob pressão no interior da coluna por meio de uma bomba (5), passa pelos orifícios da broca (4) e retorna à superfície pelo espaço existente entre a coluna e a parede do poço (6). O controle preciso das características físicas e químicas deste fluido é de fundamental importância para boa condução da perfuração. Esta lama serve a vários propósitos dentre os quais se destacam proporcionar estabilidade às paredes do poço (evitar o colapso das seções já perfuradas), diminuir a temperatura da broca, cujo aquecimento é decorrente do atrito entre a própria broca e as litologias em perfuração, e trazer para a superfície os fragmentos das rochas que foram perfuradas (figuras 6 e 6A). Estes fragmentos oferecem a oportunidade de identificar os microfósseis que se encontram nas unidades estratigráficas atravessadas pela perfuração.

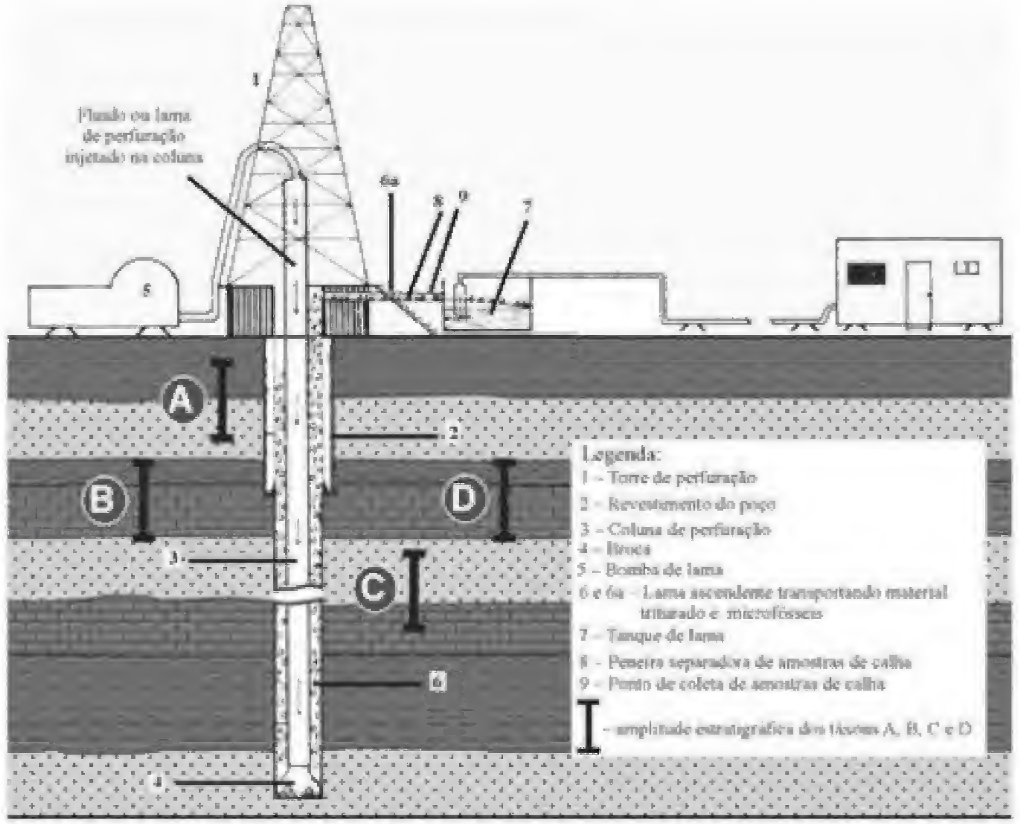

1
Fluido ou lama
de perfuração
injetado na coluna
6a
8
9
7
5
A
B
C
D
2
3
6
4
Legenda:
1 – Torre de perfuração
2 – Revestimento do poço
3 – Coluna de perfuração
4 – Broca
5 – Bomba de lama
6 e 6a – Lama ascendente transportando material triturado e microfósseis
7 – Tanque de lama
8 – Peneira separadora de amostras de calha
9 – Ponto de coleta de amostras de calha
– amplitude estratigráfica dos táxons A, B, C e D

Figura 1.8 Esquema diagramático de um poço de petróleo (modificado de Mendes, 1988).

Quando retorna à superfície (6a), o fluido de perfuração é conduzido a um tanque (7). Após a eliminação parcial, por meio de uma peneira (8), dos fragmentos das litologias atravessadas pela broca, é novamente sugado pela bomba (5) e reinjetado na coluna de perfuração (3), reiniciando o ciclo.

Partes dos fragmentos trazidos com o fluido de perfuração são coletados (9) e vão compor as amostras de calha, tipo de amostra mais comum em poços de petróleo. Estas amostras são identificadas (inclusive com a profundidade apontada pela sonda) e, após a descrição percentual dos principais tipos litológicos reconhecidos, são encaminhadas para os laboratórios onde são reinvestigadas (as mais importantes) e guardadas. As descrições originais das amostras vão compor o **perfil de acompanhamento geológico do poço**, um gráfico que registra percentualmente, entre outras informações, os principais tipos litológicos observados por profundidade.

> Amostras de calha são obtidas a cada três ou cinco metros perfurados, buscando-se, com isso, um controle bem rigoroso das litologias atravessadas. Assim, com a conclusão de um poço, muitas amostras são obtidas.
>
> Para estudos micropaleontológicos, é bastante comum comporem-se amostras representando geralmente intervalos de 15 m ou 18 m (em certos casos podem ser intervalos ainda maiores). São compostas a partir das amostras de calha do intervalo que representam. Este procedimento reduz significativamente o número de amostras a ser investigado. Considerando-se uma composição de 15 m, numa seção de 3 000 m de espessura serão coletadas 1 000 amostras de calha e 200 amostras paleontológicas. Em muitos casos, quando já se tem algum conhecimento geológico da área, as investigações podem ser focadas em um determinado intervalo, o que reduz ainda mais o número de amostras a serem analisadas. Em outros, em áreas carentes de conhecimento deve-se investigar todas as amostras disponíveis. Este foi o caso, por exemplo, do início da exploração nas bacias marginais brasileiras. Também foi o caso do início da exploração em águas, levado à frente pela **Petrobras**.

Como amostras de calha são constituídas por pequenos fragmentos litológicos, pode-se perceber porque os microfósseis são mais empregados do que os macrofósseis em Geologia do Petróleo. Além de serem mais abundantes, geralmente as dimensões dos microfósseis são menores do que aquelas dos fragmentos produzidos pela ação da broca nas rochas. Assim, esses elementos biológicos, que se encontram no interior dos fragmentos, podem ser recuperados de modo mais ou menos intacto após o devido tratamento (processamento das amostras). Em face de suas dimensões maiores, os macrofósseis são totalmente triturados pela broca durante a perfuração. É, portanto, impossível reconhecê-los e/ou classificá-los em amostras de calha.

Quando a lama de perfuração retorna para a superfície (figuras 1.8-6A), ela não traz somente os fragmentos das rochas recém-trituradas pela broca. Com a ascensão da lama, é comum ocorrer a "escamação" das paredes do poço fazendo com que novos fragmentos de rocha, de horizontes estratigráficos mais novos, incorporaram-se àqueles recém-triturados constituindo-se, deste modo, em elementos contaminadores das amostras. Durante a perfuração, a coluna também pode atritar-se com as paredes do poço gerando mais fragmentos contaminadores. A figura 1.9 mostra a fotografia de uma amostra de calha com estes elementos contaminadores que, em geral, **apresentam tamanho maior** do que os fragmentos efetivamente triturados. Assim, faz-se necessário que, antes da descrição litológica de tais amostras, uma separação granulométrica (outro peneiramento) seja realizada, objetivando eliminar os fragmentos maiores. Não obstante, elementos contaminadores também apresentam dimensões menores e não são eliminados com este peneiramento. Em conclusão, por conta desses problemas, as amostras de calha colhidas a certa profundidade sempre apresentam algum nível de contaminação proveniente das litologias situadas seção acima. E esta contaminação afeta a bioestratigrafia de algum modo?

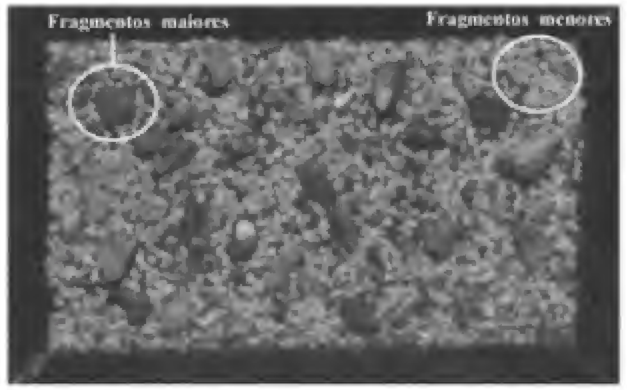


Figura 1.9 (Modificado de Petrobras.Depex, 1984) Amostra de calha colhida junto à peneira próximo ao tanque de lama (itens 8 e 9 da figura 1.8). Os fragmentos maiores relacionam-se a elementos contaminadores provenientes da "escamação" da parede do poço. Antes da descrição, a amostra deve ser novamente peneirada para eliminá-los. Somente os fragmentos menores serão descritos. O peneiramento não elimina totalmente a contaminação.

Na figura 1.8, além de alguns aspectos relacionados à perfuração de poços, são ilustradas também a amplitude estratigráfica de quatro táxons (A, B, C e D). Por conta da contaminação das amostras de calha, a primeira ocorrência dessas entidades nunca será detectada apropriadamente. Em outras palavras, por conta da contaminação das amostras de calha, juntamente com o táxon C serão observados A, B e D, embora os mesmos não tenham superposição estratigráfica com o primeiro. Este fato limita sobremaneira o emprego de todas as modalidades das biozonas de intervalo em amostras de calha. Assim, com estas amostras, somente o tipo biozona diferencial superior (figura 1.2C) poderá ser definido e reconhecido plenamente. Todas aquelas modalidades de biozonas, cuja definição se baseia de algum modo em primeiras ocorrências estratigráficas, não podem ser aplicadas (figuras 1.2A, B, D, E, F). Eventualmente, biozonas de intervalo da modalidade ilustrada na figura 1.2G também poderão ter alguma aplicação.

Arcabouços bioestratigráficos, como o ilustrado na figura 1.5, geralmente são elaborados a partir da investigação de amostras de calha. Ao se estudar algum grupo microfossilífero em uma bacia com estas amostras, as biozonas são definidas a partir de últimas ocorrências de táxons. A amplitude estratigráfica de cada táxon que o compõe, em especial o posicionamento de sua primeira ocorrência, é obtida junto à literatura acadêmica. Alegoricamente pode-se dizer que os estudiosos ligados às instituições de pesquisas micropaleontológicas encontram-se ocupados em reconhecer e caracterizar o surgimento dos táxons. Os profissionais das empresas de petróleo, por seu turno, preocupam-se, principalmente, em reconhecer as suas extinções.

Ainda durante a perfuração de um poço, dois outros tipos importantes de amostras podem ser obtidos. Um deles é denominado **testemunho** (figura 1.10). Trata-se de uma amostra extremamente cara, **isenta de contaminação**, e só é obtida em situações especiais. Na testemunhagem, ao invés de se obter fragmentos das litologias trituradas pela broca, busca-se colher, de modo mais ou menos intacto, uma porção cilíndrica de um corpo de rocha que ocorre em subsuperfície. A operação de testemunhagem requer a interrupção da perfuração convencional. Deste modo, deve-se trocar a broca que se situa na extremidade inferior da coluna por outra, para que o testemunho possa ser obtido. Imagine-se o tempo necessário para se cortar um testemunho a uma profundidade de 4 000 m. Necessariamente, tem-se que retirar toda a coluna de perfuração para a troca de brocas. Depois, introduzir novamente a coluna, para então, dar início ao corte da seção que se deseja testemunhar. Esta simples operação de troca de broca eleva em muito o preço de obtenção da amostra, uma vez que as sondas/plataformas são alugadas por dia. Por ter um custo alto, testemunhos não são cortados rotineiramente na perfuração de poços. Ao contrário, só o são quando há a necessidade de se avaliarem com mais precisão indícios significativos de hidrocarbonetos em áreas consideradas pioneiras. Durante a fase de explotação de uma jazida (produção efetiva de petróleo), mais testemunhos podem ser cortados para se avaliar melhor o contexto deposicional em que as camadas-reservatório foram formadas. É também nos testemunhos que características petrofísicas das rochas-reservatório são medidas com mais propriedade (porosidade e permeabilidade). Como se pode perceber, salvo raras exceções, testemunhos são cortados principalmente para a obtenção de rochas com granulometria arenosa ou mais grossa (reservatórios de petróleo), o que não inclui os pelitos, rochas de fração argilosa e/ou síltica que contêm os microfósseis.

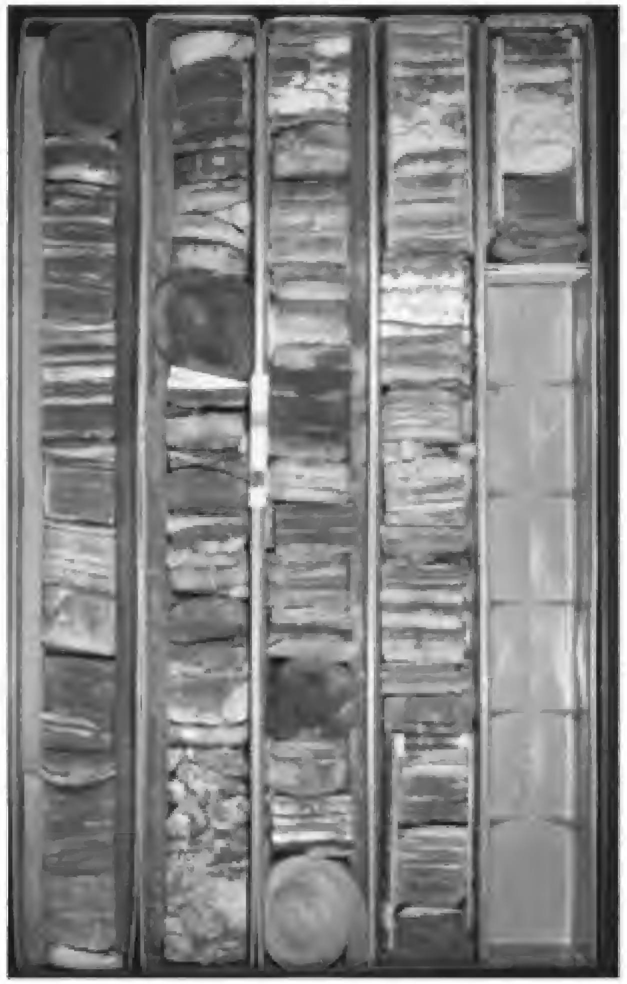


Figura 1.10 Exemplo de testemunho (Fonte: arquivo técnico da Petrobras). Cada caixa comporta 1 m de seção rochosa.

Por outro lado, quando testemunhos recuperam litologias finas, a investigação micropaleontológica pode gerar informações bastante precisas e importantes. Por serem amostras não contaminadas, o registro de primeiras ocorrências estratigráficas serão confiáveis. Com isto, um melhor detalhamento bioestratigráfico pode ser conseguido, quer consultando a literatura, que aplicando o arcabouço bioestratigráfico de referência (padrão). Imagine-se que a investigação de amostras de um testemunho revelou a ocorrência das espécies H, J, K, L, M, O, P, Q, R, S, T e U do arcabouço que compõe a figura 1.5. De imediato, consegue-se diagnosticar que a seção amostrada pertence à Biozona U, de idade Eoceno. Todavia a observação conjunta de O e U, evidencia que o testemunho foi cortado na parte superior da unidade diagnosticada. Numa outra situação, em outra seção testemunhada, associação semelhante foi observada. Porém, desta vez, tem-se a ausência de O e a presença de V, o que indica se tratar da parte inferior da Biozona U.

Finalmente, o terceiro tipo de amostra mais importante que se pode obter com a perfuração de um poço é denominado **amostra lateral**, que é colhida após a operação de perfilagem. A perfilagem é uma operação que objetiva medir características geofísicas das rochas atravessadas, auxiliando, entre outras coisas, a identificação precisa dos seus contatos. A partir da interpretação dos perfis gerados, portanto, é possível identificar, com precisão, os intervalos em que uma litologia ocorre. De modo geral, a obtenção de amostras laterais é realizada quando permanecem dúvidas quanto ao tipo litológico ou a presença de hidrocarbonetos em determinado intervalo. "*Devido ao menor custo em relação à testemunhagem, as amostras laterais devem ser solicitadas também para certas finalidades que não exijam grande volume* [de material], *como análises geoquímicas ou* **[micropaleontológicas]**" (Petrobras.Depex 1984, p. 26). Com a operação de amostragem lateral, é possível obterem-se pequenos cilindros de amostras de uma litologia que ocorre em uma profundidade específica (figura 1.11A).

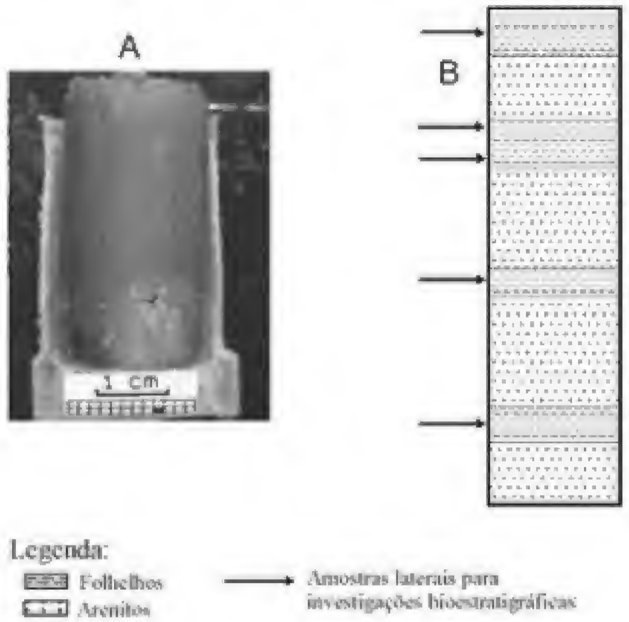


Figura 1.11 (A) Exemplo de amostra lateral. (B) Seções pelíticas para a obtenção de amostras laterais com propósitos bioestratigráficos. Fonte de (A) – Arquivo técnico da Petrobras.

Quando um campo de petróleto é descoberto, conhecer a distribuição tridimensional (arquitetura) de suas fácies é de fundamental importância para se formular a melhor estratégia de produção. Conhecer esta distribuição significa conhecer, com o melhor detalhe possível, o comportamento geométrico das camadas-reservatório e as suas variações de fácies internas. Imagine-se, por exemplo, um campo cujos reservatórios tenham sido formados a partir da acumulação fluxos densos ocorridos em talude marinho. Como se sabe, tais fluxos são intermitentes e entre um e outro fluxo tem-se a deposição de pelitos. Assim, na realidade, o campo como um todo será formado por reservatórios intercalados em alguns locais por camadas lutíticas. A amostragem lateral sistemática dessas camadas finas nos poços perfurados e a perfurar poderá fornecer um bom material para investigação bioestratigráfica de detalhe, cujos resultados poderão auxiliar na identificação da geometria dos reservatórios. A figura 1.11B ilustra uma seção deste tipo. As setas indicam alguns pontos em que amostras laterais devem ser obtidas para investigações micropaleontológicas. Deste modo, compete ao bioestratígrafo interferir no processo de exploração/explotação, sugerindo os melhores pontos para a obtenção destas amostras.

Bioestratigrafia de Alta Resolução

A resolução de um arcabouço bioestratigráfico pode ser estimada pelo número de *data* (limites de biozonas) apresentado por intervalo de tempo. Na escala de exploração de petróleo, uma boa resolução é da ordem de um *datum* a cada 1 ou 2 Ma (figura 1.7). Todavia, esta resolução pode ficar aquém daquela requerida para a **Geologia de Reservatórios**, uma vez que um reservatório pode ser totalmente acumulado nesta ordem de grandeza do tempo geológico, compreendendo, portanto, uma ou duas biozonas. É claro que cada caso é um caso e muitas exceções existem.

A expressão bioestratigrafia de alta resolução resulta da aplicação dos conceitos bioestratigráficos no auxílio ao entendimento detalhado da acumulação e da geometria, em subsuperfície, das camadas de um campo de petróleo. A alta resolução objetiva, assim, reconhecer uma sucessão de biorizontes que caracterizarão unidades bioestratigráficas que sejam aplicáveis a um intervalo estratigráfico de interesse. Portanto, alta resolução relaciona-se ao maior fatiamento bioestratigráfico possível. Na figura 1.5, no interior da Biozona **H**, encontram-se assinalados dois eventos de última ocorrência (táxons **I** e **J**), considerados coadjuvantes na caracterização da unidade. Se para uma determinada área que contém a unidade **H** fosse interessante investigar a consistência estratigráfica desses eventos, mais duas biozonas poderiam ser propostas e estes *data*, de coadjuvantes, passariam a definir outras unidades bioestratigráficas. Este incremento contribuiria para o aumento da resolução do arcabouço e, dependendo da situação, poderia ser chamado de alta resolução.

Quando se busca a alta resolução bioestratigráfica, a investigação das **amostras de calha compostas (amostras da micropaleontologia)** perde o sentido. Devem-se investigar, agora, as amostras de calha pontuais que, embora contaminadas, poderão propiciar melhor ideia da distribuição dos táxons que ocorrem naquele intervalo estratigráfico e a ordenação mais acurada dos eventos de última ocorrência. Assim, eventos que seriam considerados secundários e que ficariam dispersos nas amostras compostas poderão ter melhor caracterização nas amostras de calha, constituindo-se em potenciais biorizontes. Amostras laterais e de testemunhos são de fundamental importância para que a alta resolução seja atingida. Com estes tipos de amostras, isentas de contaminação, as primeiras ocorrências podem ser valorizadas propiciando ainda mais o incremento da resolução. As investigações destas amostras devem ter caráter quantitativo, buscando-se com isto, reconhecer significativas variações percentuais de frequência de determinados táxons, ao longo das seções. Estas variações poderão consubstanciar a formulação de unidades bioestratigráficas relacionadas às biozonas de associação. Para a elaboração de um arcabouço bioestratigráfico de alta resolução não há uma mudança de enfoque no que se refere ao objetivo principal da bioestratigrafia. Há, sim, uma mudança do método e da escala de trabalho.

Antunes *et alii* (2004) comentam alguns estudos relacionados à alta resolução realizados nos campos gigantes de Roncador e Marlim Sul, ambos localizados na Bacia de Campos. A partir da investigação dos nanofósseis calcários observados em amostras de calha, laterais e testemunhos, foi possível incrementar a resolução do arcabouço, contribuindo, deste modo,

para o conhecimento e distribuição estratigráfica dos mesmos. Os reservatórios do Campo de Roncador pertencem principalmente ao Maastrichtiano; os de Marlim Sul, que foram alvo dos estudos, pertencem ao Eoceno inferior-Eoceno médio (este campo também contém reservatórios do Oligo-Mioceno). Antunes *et alii* (2004) comentam também a respeito da resolução obtida para a biozona de nanofósseis N-545, de idade Oligo-Mioceno e com uma amplitude geocronológica da ordem de 3,7 Ma. Este estudo foi motivado porque é nos estratos desta unidade que se encontram os principais reservatórios do campo gigante de Marlim que foram acumulados por meio da ocorrência fluxos densos no talude e nas regiões mais profundas da Bacia de Campos. Os estudos de detalhe empreendidos nas seções pelíticas situadas entre uma camada-reservatório e outra permitiram subdividir a biozona N-545 em 10 subzonas, oferecendo, assim, uma resolução média da ordem de 370 mil anos para cada unidade individualizada. A resolução obtida deveu-se a existência de muitas amostras laterais e de testemunhos.

Naturalmente, a obtenção de um arcabouço extremamente detalhado depende da existência de eventos a serem observados, da perspicácia do bioestratígrafo em reconhecê-los ou descobri-los (no caso de uma novidade científica) e da qualidade das amostras disponíveis para a investigação. A seguir, apresenta-se um exemplo totalmente teórico que objetiva ilustrar como um arcabouço de alta resolução pode ser elaborado e como o mesmo pode auxiliar no entendimento da disposição (geometria) das camadas em um campo de petróleo. Para que este entendimento seja pleno, entretanto, faz-se necessário o emprego de outras "ferramentas" tais como a sísmica, correlações grafoelétricas (perfis obtidos com a perfilagem), correlações de análises químicas (quimioestratigrafia) e qualquer outra informação que possibilite ou auxilie a obtenção de detalhes em vários poços. Na verdade, a junção de todas as informações que objetivem correlações de detalhe faz parte da Estratigrafia de alta resolução. Os estudos micropaleontológicos constituem apenas uma das ferramentas.

Imagine-se um campo de petróleo cujos reservatórios (terrígenos) foram acumulados devido à atuação de fluxos densos (correntes de turbidez, entre outros). Deste modo, as camadas deste campo serão compostas por arenitos (ou litologias mais grossas) intercalados por rochas pelíticas (folhelhos e margas), estas últimas representando sedimentos pelágicos, depositados entre um fluxo e outro, ou sendo o resultado da decantação final de todo o material sedimentar clástico trazido pelo fluxo. Em todos os poços perfurados houve a amostragem lateral sistemática nas seções pelíticas e estas amostras foram investigadas **quantitativamente** com propósitos bioestratigráficos. Testemunhos que recuperaram seções pelíticas também foram objeto das investigações micropaleontológicas. O grupo dos nanofósseis calcários foi empregado nos estudos. Com as primeiras análises das amostras, de imediato percebeu-se que os depósitos do campo pertencem às biozonas N e K que constam na figura 1.5.

A figura 1.12 apresenta o zoneamento de alta resolução resultante das investigações quantitativas realizadas nas amostras (laterais e testemunhos) obtidas com a perfuração dos poços. Além da quantificação da frequência dos táxons, identificaram-se também primeiras ocorrências, o que propiciou o reconhecimento e definição de sete intervalos bioestratigráficos (três na Biozona **K** e quatro na **N**). Todos os eventos de primeira e/ou última ocorrência foram empregados na definição das unidades (última ocorrência de **M** e as primeiras de **I** e **D**, figura 1.5). Além disso, variações de frequência de algumas entidades também consubstanciam a proposição de **subzonas de associação**, pertencentes às unidades **N** ou **K**. Códigos foram atribuídos para todas as subzonas e também se encontram na figura 1.12. A título de exemplo, apresenta-se a definição de duas unidades formuladas:

Biozona N3 – intervalo caracterizado pela presença comum (10% a 30%) de **A** e **K**, e presença abundante (maior ou igual a 30%) de **C** e **G**. Em seus estratos observam-se também a primeira ocorrência de **I** e a última ocorrência de **P**, ambas com rara frequência (menor ou igual a 10%).

Biozona K3 – intervalo caracterizado pela presença abundante (maior ou igual a 30%) de **E** e presença comum (10% a 30%) de **G**. Em seus estratos observam-se também a última ocorrência de **K** e **L**, que têm rara frequência (menor ou igual a 10%).

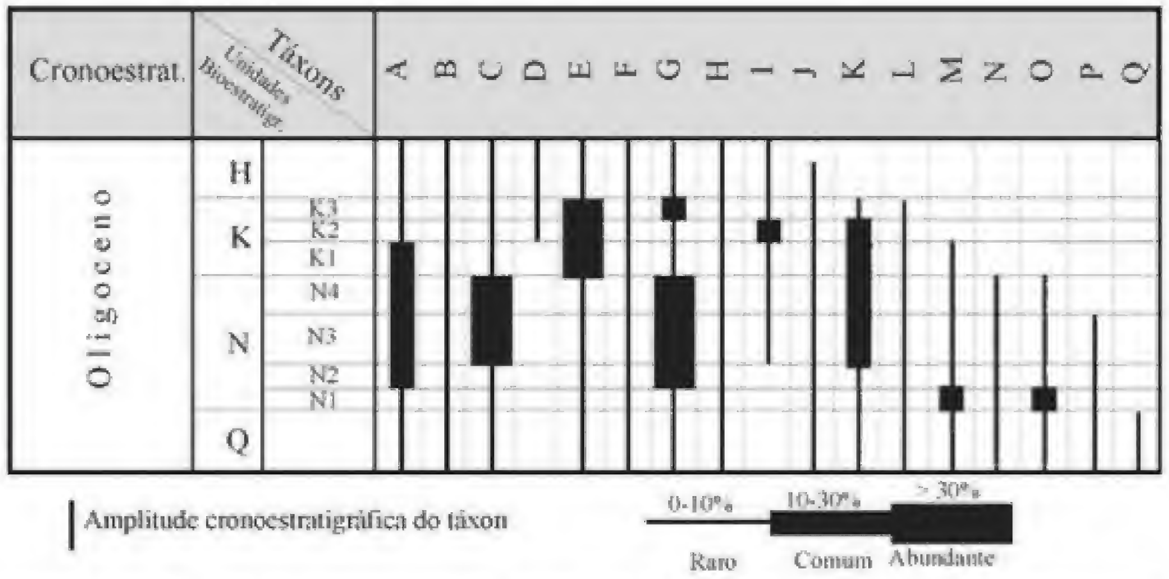


Figura 1.12 Exemplo de arcabouço bioestratigráfico de alta resolução elaborado para um campo de petróleo, com a investigação quantitativa de várias amostras laterais e de testemunhos.

A figura 1.13 ilustra a correlação bioestratigráfica de três poços do campo. Como se pode observada, a distância entre os poços e a espessura de suas respectivas seções (onde os reservatórios ocorrem) encontram-se perfeitamente de acordo com as ordens de grandeza da geologia de reservatórios, onde os depósitos clásticos grossos apresentam relativa possança em relação aos pelitos. Nesta figura, a correlação bioestratigráfica tem como base o arcabouço apresentado na figura 1.5. Como este arcabouço não se encontra detalhado, fica impossível reconhecer as biozonas estabelecidas com o trabalho de alta resolução. Em face disso, as camadas pelíticas que ocorrem nas seções e no interior das biozonas, ficam sem possibilidade de correlação. Por exemplo: como correlacionar, do ponto de vista bioestratigráfico, os diferentes níveis pelíticos da unidade **K** que ocorrem nos poços 1 e 2? Por falta de uma resolução maior do arcabouço, esta pergunta fica sem resposta. Deste modo, a correlação perde bastante detalhe. Ainda no poço 1, no interior da unidade **N**, encontram-se quatro níveis pelíticos. A correlação com o poço 2 é naturalmente impossível, uma vez que no intervalo coevo nenhum intervalo pelítico é observado. Em contrapartida, no poço 3, também no interior da biozona **N**, mais uma seção pelítica é observada e, assim, poderia caber a pergunta: como fica a correlação bioestratigráfica deste intervalo com aqueles do poço 1? Novamente, por uma questão de resolução, este questionamento fica sem resposta.

Na figura 1.14, por outro lado, ilustra-se a correlação bioestratigráfica para os três poços, agora norteada pelo arcabouço de alta resolução da figura 1.12. Como pode ser observado, o detalhe oferecido é bem maior, embora algumas dúvidas sejam assinaladas. Com este detalhamento, as correlações das camadas de granulometria fina, pertencentes à mesma biozona e, portanto, depositadas ao mesmo tempo, propiciam uma ideia do comportamento geométrico e da conformação das camadas-reservatório. As dúvidas assinaladas evidenciam que a bioestratigrafia, por si só, não é capaz de esboçar uma geometria final para o comportamento (biocronoestratigráfico) das camadas, uma vez que microfósseis não são observados nas fácies-reservatório propriamente ditas. As dúvidas existem por conta da ausência de seções pelíticas coevas nos três poços. Possibilidades para resolvê-las seriam as análises químicas (quimioestratigrafia) ou um estudo das fácies dos reservatórios buscando-se compartimentá-los com mais detalhe. Fluxos densos, além de trazerem sedimentos para a bacia, também promovem a erosão daqueles já depositados, podendo, com isso ocasionar ausência de seções (hiatos) em vários locais, o que dificultam

as correlações. Em conclusão, a interpretação de geometria final das camadas é, na maioria das vezes, resultado da integração de todas as técnicas que contribuem para o detalhamento estratigráfico da seção, na escala de reservatórios.

Com o exemplo ilustrado tenta-se mostrar que a resolução bioestratigráfica pode ser muito incrementada desde que se tenha este objetivo e se disponha de amostras mais fidedignas das seções perfuradas. Caso não se dispusessem das amostras laterais e dos testemunhos, o incremento na resolução do arcabouço bioestratigráfico seria bem menor e a correlação seria aquela esboçada na figura 1.13.

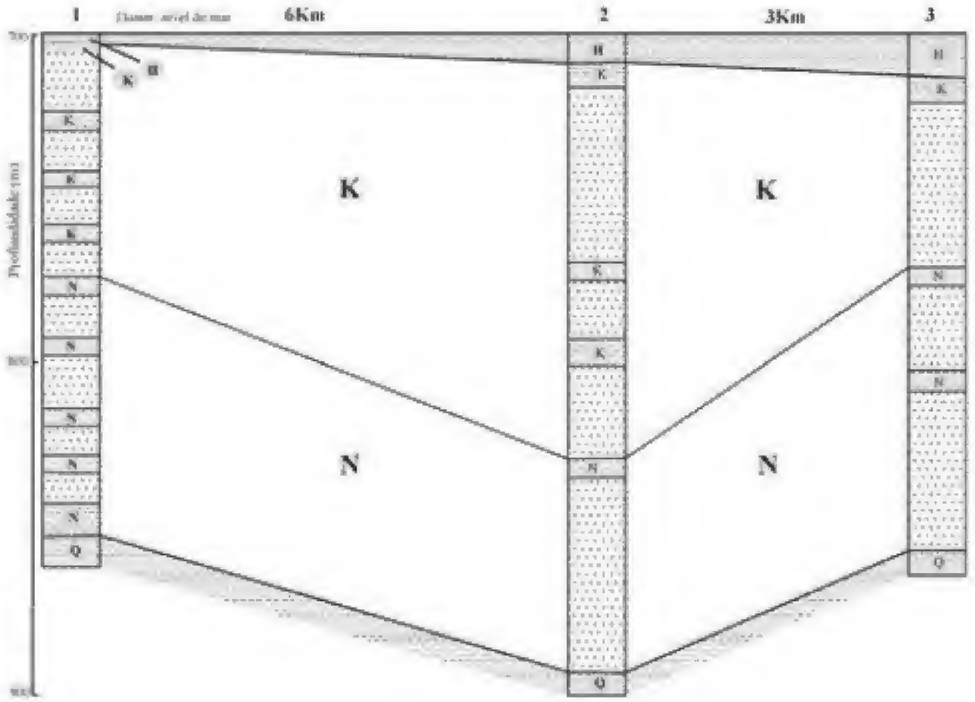


Figura 1.13 Correlação bioestratigráfica de três poços, levando-se em consideração a resolução do arcabouço da figura 1.5.

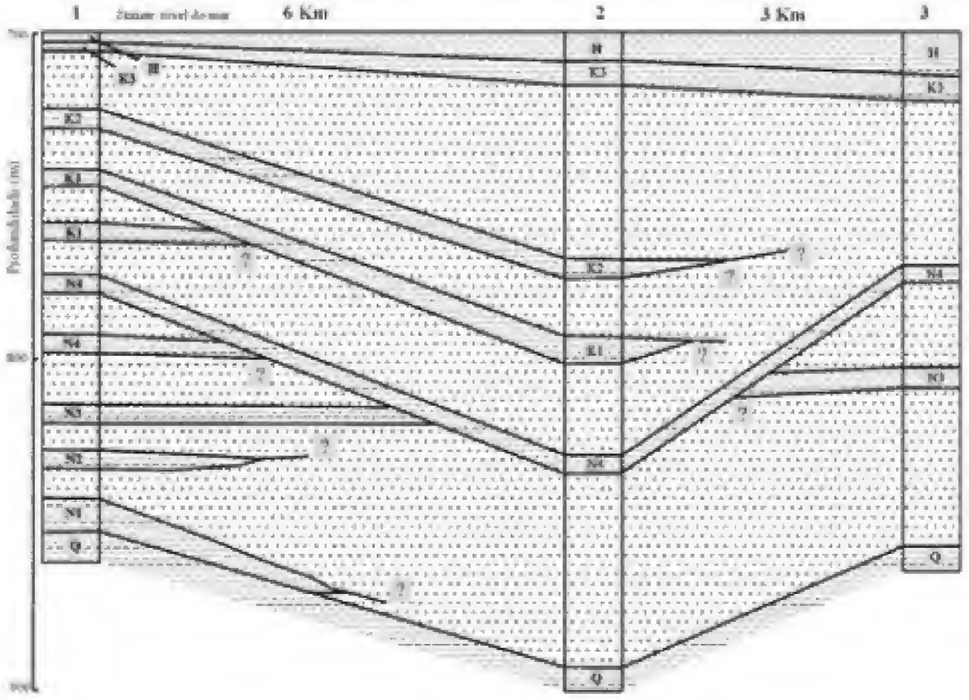


Figura 1.14 Correlação bioestratigráfica de três poços, levando-se em consideração a resolução do arcabouço da figura 1.12.

Biosteering

Atualmente perfuram-se poços com segmentos horizontais que objetivam, principalmente, incrementar a produção de petróleo, quer aumentando a área de drenagem de hidrocarbonetos, quer aumentando a área de injeção de outros fluidos para manter a pressão do reservatório. **Estes poços são dominados poços horizontais.**

Para que a perfuração de um poço horizontal tenha êxito é necessário que se realizem várias previsões, as quais levam em conta todas as informações geológicas disponíveis, (especialmente aquelas de natureza sísmica) e o conhecimento que se tem da região. Além disso, é necessário também um monitoramento bastante rigoroso durante a execução do poço. Muitas vezes o controle (ajustes de posição da trajetória) de um poço horizontal (ou bastante inclinado) são realizados durante a própria perfuração, a partir das informações geológicas surgidas naquele momento. Todo este complexo monitoramento é denominado *geosteering*.

Apesar de todos os cuidados, entretanto, há situações em que os segmentos horizontais dos poços são involuntariamente desviados dos reservatórios e, como resultado, a perfuração passa a recuperar, nas amostras de calha, rochas pelíticas em vez de litologias mais grossas (os reservatórios propriamente ditos). Em determinadas situações, os geólogos responsáveis pela perfuração e acompanhamento não sabem ao certo o correto posicionamento estratigráfico dos pelitos recuperados, que indicam o desvio da rota prevista. Deste modo, mesmo com a análise das informações disponíveis (perfis elétricos e seções sísmicas) e do conhecimento da área, permanece a dúvida se os pelitos recuperados situam-se estratigraficamente acima, abaixo ou no interior do reservatório. Em situações como estas, a bioestratigrafia (especialmente os nanofósseis calcários) pode vir a contribuir significativamente, caso se conheça com relativo detalhe a relação entre as biozonas e as rochas-reservatório. Com base na análise do conteúdo micropaleontológico das amostras pelíticas recuperadas é possível fornecer, em tempo hábil, uma informação estratigráfica importante. Esta informação, aliada às demais, poderá auxiliar a concluir em que sentido deu-se o desvio do segmento horizontal. O monitoramento bioestratigráfico de poços horizontais é denominado *biosteering*.

A figura 1.15A-B ilustra um poço com segmento horizontal que objetiva atravessar uma ampla seção do reservatório. Assim, tem-se em **1** (figura 1.15A), a entrada do poço no reservatório. A profundidade exata deste ponto muitas vezes é indicada no planejamento do poço e pode ser identificada no perfil de acompanhamento geológico a partir da mudança de litologia recuperada nas amostras de calha. Na figura 1.15B (o perfil de acompanhamento), em **1**, observa-se o começo de recuperação de arenitos nas amostras, com a concomitante diminuição de pelitos. Em **3**, tem-se a trajetória planejada para o poço e em **2** são apresentadas duas possibilidades de desvio: uma para cima e outra para baixo do reservatório. Deve ser observado que a partir de **2**, no perfil de acompanhamento geológico, as amostras de calha passam, cada vez mais, a conter marga (pelito), indicando, portanto, o desvio da trajetória inicialmente prevista.

Com um bom conhecimento da bioestratigrafia da área, pode-se identificar se o desvio observado em **2**, deu-se para cima ou para baixo da seção reservatório. Se o desvio deu-se para cima, as amostras de calha recuperadas devem pertencer à Biozona **Q**. Por outro lado, se foi para baixo, tais amostras devem indicar a Biozona **W**. O arcabouço adotado é aquele da figura 1.5 e, na situação esboçada, observa-se ainda um hiato identificado pelo contato entre as unidades **Q** e **W**, estando ausentes as Biozonas **S** e **U**. Uma vez identificado o desvio, é possível retroceder um pouco a coluna e alterar a rota da perfuração, adaptando-a ao planejamento original.

O acompanhamento bioestratigráfico de poços horizontais tem auxiliado a manutenção de suas trajetórias originalmente planejadas. Sabe-se que este tipo de atividade é amplamente empregado nos campos de petróleo do Mar do Norte.

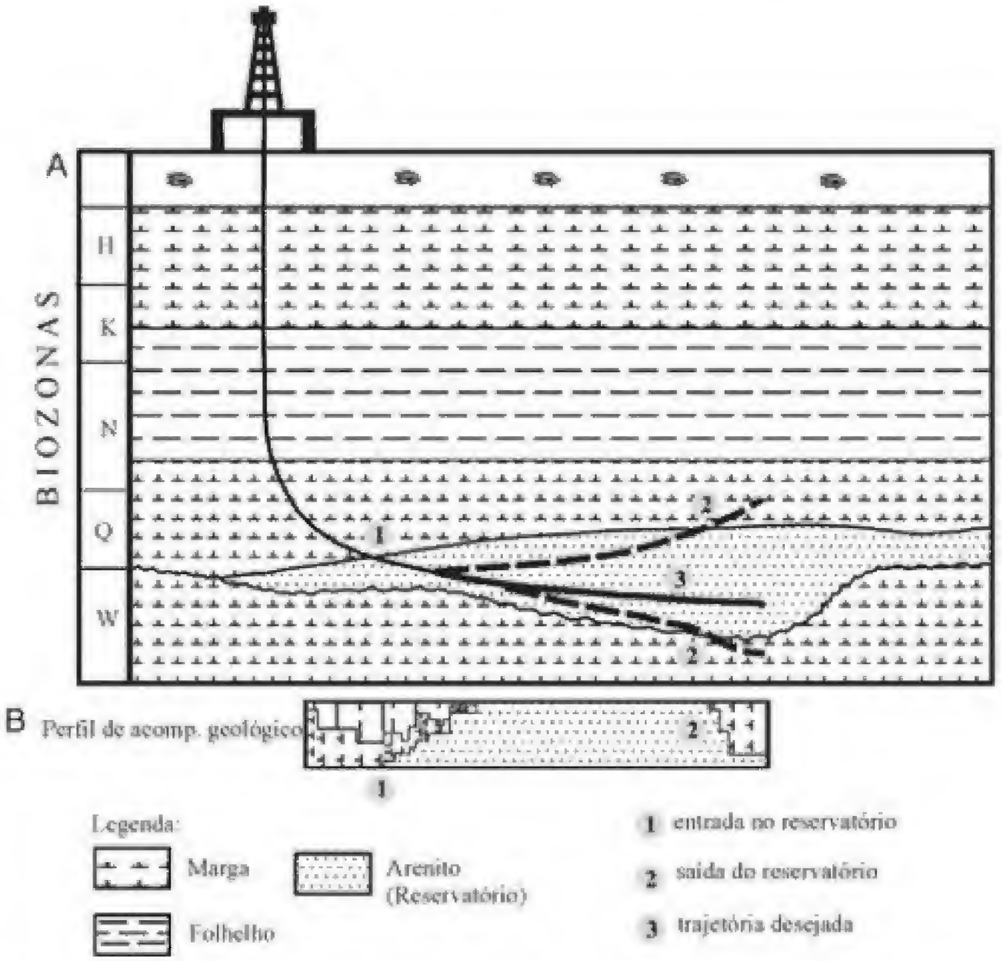


Figura 1.15 Exemplo de poço horizontal com desvio involuntário (trajetória 2) da rota prevista (trajetória 3). Conhecendo-se a bioestratigrafia da área, pode-se identificar se o desvio deu-se para cima ou para baixo do reservatório.

Biocronologia

A bioestratigrafia é uma técnica que se fundamenta principalmente nos princípios da sucessão biológica e da superposição de camadas. Deste modo, a ordenação estratigráfica dos eventos fósseis permite apenas estimar uma idade relativa para as camadas que os contêm. Assim, de acordo com a associação fossilífera, pode-se somente estimar se uma camada é mais nova, mais antiga ou da mesma idade que outra.

Com a descoberta da radioatividade, em fins do século XIX e início do século XX, e como este fenômeno permite estimar idades absolutas (numéricas) para as rochas, rapidamente passou-se também a inferir idades absolutas para os eventos biológicos do passado. Na verdade, a inferência de idades numéricas para eventos fósseis cresceu na dependência do aprimoramento das datações radiométricas, que teve grande impulso na década de 1960. A biocronologia consiste, pois, na integração das informações radiométricas com àquelas de natureza micropaleontológica (bioestratigráfica). Em outras palavras, a biocronologia consiste na atribuição de idades absolutas aos eventos fósseis, especialmente primeiras e últimas ocorrências. A partir do desenvolvimento desta prática, miríades de eventos puderam contar com uma idade absoluta inferida, inclusive aqueles que limitam as biozonas de intervalo. Deste modo, os arcabouços bioestratigráficos passaram a ter, não só uma conotação cronoestratigráfica como também uma conotação geocronológica (figura 1.7).

As atribuições de idades absolutas para os eventos fósseis são realizadas por meio de interpolações ou extrapolações em seções que possuam datações radiométricas ou seções coevas e que contenham os eventos fósseis que se deseja datar. Muitas vezes os conceitos da cicloestratigrafia e das variações orbitais de Milankovic são empregados nas estimativas dos valores absolutos dos eventos fósseis. Aliás, a *Revista Brasileira de Geociências* (RBG, 2005) dedicou uma edição para tratar de tópicos relativos à cicloestratigrafia.

Em outras circunstâncias, informações magnetoestratigráficas são também empregadas para melhor balizar a idade absoluta dos eventos fósseis. Nestes casos o termo magnetobiocronologia (ou magnetobioestratigrafia) pode ser empregado.

A principal vantagem da biocronologia é a informação numérica que ela proporciona, o que a leva um pouco mais além do que a bioestratigrafia. Com a estimativa de idades absolutas para eventos biozonais, ao se correlacionarem limites de biozonas (seus topos), correlacionam-se, também, horizontes que possuem uma determinada idade numérica. Por exemplo, ao se reconhecer em um poço ou em uma seção o topo da biozona D9 da figura 1.7, sabe-se que aquele ponto é parte de um horizonte de aproximadamente 27 Ma ou um pouco mais antigo.

Com a atribuição numérica para os eventos fósseis, é possível inferir também o seu diacronismo em escala global. A figura 1.16 apresenta uma síntese dos eventos bioestratigráficos de nanofósseis calcários empregados nos estudos do Quaternário e os seus respectivos diacronismos, levando-se em consideração os estágios isotópicos do Oxigênio, devidamente datados, e as informações da magnetoestratigrafia. Maiores detalhes a respeito da mensuração destes diacronismos podem ser vistos em Antunes (2007).

A atribuição de idades absolutas para horizontes em bacias sedimentares também é muito útil para o estudo de modelagem de bacias. Nestes estudos aspectos sobre a evolução e simulações relativas à geração, migração e acumulação de hidrocarbonetos são realizados, orientando, deste modo, a exploração de petróleo. Outra vantagem que a biocronologia permite é a elaboração de cartas estratigráficas. Com arcabouços bioestratigráficos balizados numericamente, as cartas podem ser elaboradas em escala apropriada. O volume 15(2) do *Boletim de Geociências da Petrobras* (BGP, 2007) contém as cartas estratigráficas das principais bacias brasileiras fanerozoicas. Vale frisar, mais uma vez, que estas cartas só podem ser construídas apropriadamente a partir de informações bioestratigráficas numéricas.

Correlação Gráfica

A correlação gráfica é uma técnica surgida na década de 1960 e objetiva proporcionar um enfoque geocronológico às rochas que ocorrem em uma bacia sedimentar. Deste modo, pretende fornecer ao geólogo horizontes datados em termos absolutos, com vistas ao melhor entendimento do preenchimento da bacia além de reconhecer eventos não deposicionais ou erosivos evidenciados por hiatos, devidamente dimensionados. Com o advento da biocronologia, os limites das biozonas, observados em poços ou em seções, podem ser enfocados como pontos pertencentes a horizontes (superfícies) de determinadas idades absolutas. Além destes, eventos de naturezas diversas e que podem ser datados radiometricamente, como, por exemplo, magmatismos, também podem contribuir para o exercício da correlação gráfica. Não obstante, são os eventos de natureza micropaleontológica aqueles que mais propiciam informações geocronológicas para uma bacia sedimentar. Deste modo, a correlação gráfica passou compreender parte dos estudos bioestratigráficos. **Afinal, em termos de Geologia Sedimentar, a Micropaleontologia é a senhora do tempo!**

Na figura 1.7, encontram-se quatro arcabouços bioestratigráficos relacionados cronoestratigrafica e geocronologicamente. Quando este quadro foi primeiramente abordado, falou-se que para cada arcabouço apresentado (o zoneamento de cada grupo fóssil) deveria existir um quadro de zoneamento, semelhante ao da figura 1.5, ilustrando a distribuição estratigráfica dos táxons que lhes dão suporte. Deste modo, no corpo de muitas das biozonas ilustradas na figura 1.7 podem ocorrer eventos de primeira e/ou última ocorrência de outros táxons coadjuvantes na identificação das biozonas. Se tais eventos tiverem uma idade absoluta atribuída, os mesmos poderão compor informações que consubstanciarão os estudos de correlação gráfica.

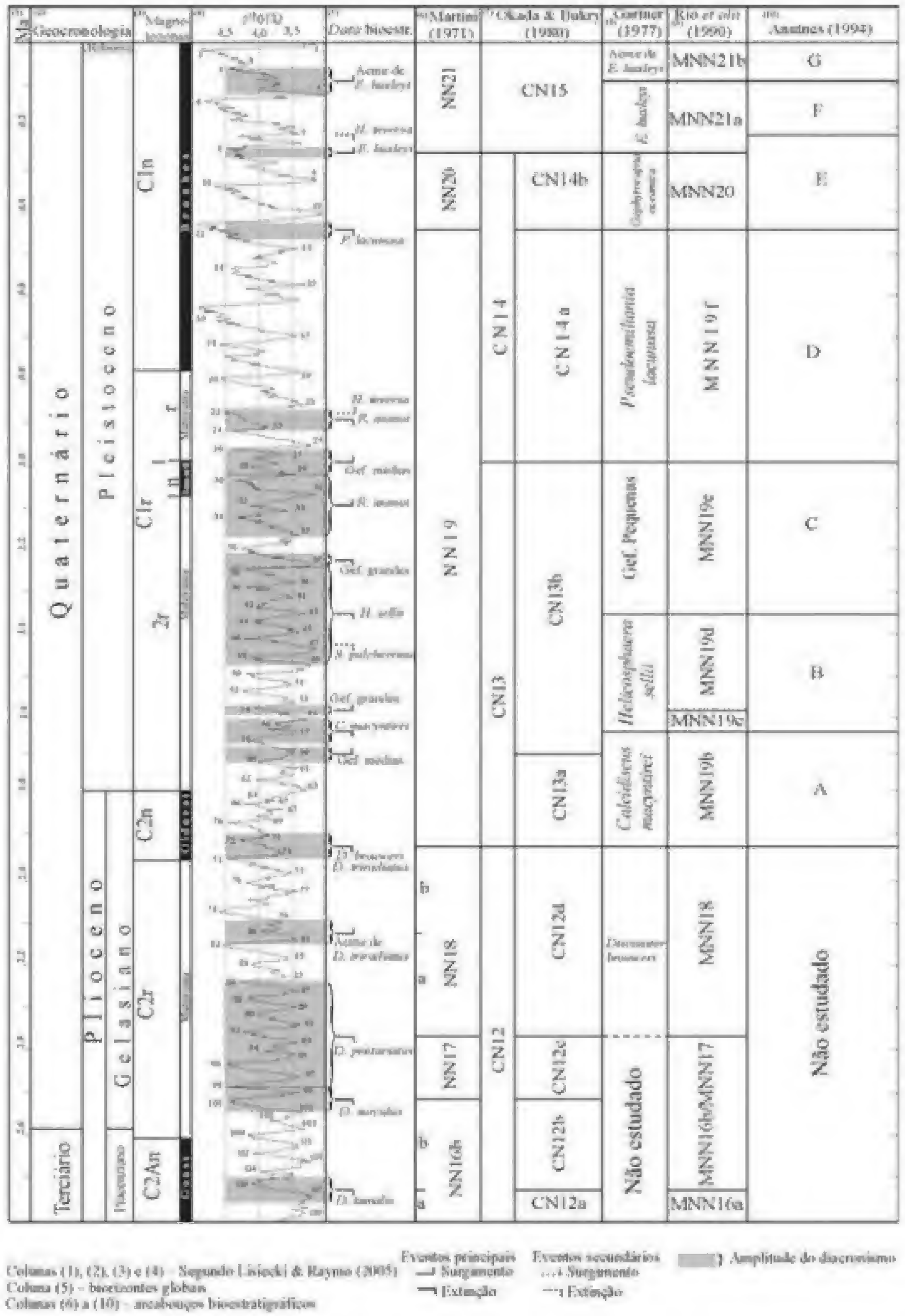


Figura 1.16 Eventos biológicos (**nanofósseis calcários**) empregados no estudo das seções quaternárias e seus respectivos diacronismos em relação aos estágios isotópicos do Oxigênio e às unidades magnetoestratigráficas (segundo Antunes, 2007).

Com o que foi dito, pode-se perceber que o número de eventos (*data*) empregados na correlação gráfica é geralmente grande. A correlação gráfica objetiva, assim, representar o relacionamento entre as rochas de uma bacia e o tempo geológico, desde que haja um número considerável de *data* que sejam capazes de indicar em termos absolutos o tempo e a idade das rochas. Basicamente todos os *data* envolvidos devem encontrar-se ordenados estratigraficamente e contarem com uma idade absoluta. Este conjunto de informações vai compor o padrão de referência a ser utilizado. A correlação gráfica consiste na elaboração de um gráfico bidimensional que mostra como a seção em foco se comporta em relação ao padrão de referência. No eixo vertical do diagrama representa-se a coluna litológica sob estudo, que tem a dimensão em metros, ou outra unidade equivalente. Na origem dos eixos encontra-se a base da coluna sedimentar. No eixo horizontal, a dimensão é o tempo, em geral na ordem de milhões de anos (Ma). Na origem dos eixos apresenta-se a idade mais antiga. Deste modo, as idades decrescem da esquerda para a direita.

A figura 1.17 ilustra um exemplo de correlação gráfica. A ideia consiste em elaborar um gráfico que relacione os eventos reconhecidos na seção com suas respectivas idades absolutas, que se encontram devidamente incluídas no eixo horizontal (padrão de referência). A curva é obtida plotando-se os eventos observados na seção (eixo das ordenadas) contra a sua respectiva idade (eixo das abscissas). Para compor o exemplo, foram utilizadas as idades absolutas dos limites das biozonas que compõem os arcabouços da figura 1.7. Além destes, ilustra-se também um evento de extrusão magmática (evento E) que, com base em datações radiométricas, revelou uma idade de 28,5 Ma. Em situações práticas, geralmente o número de eventos empregados é bem maior e o gráfico é feito por meio de *softwares* que contêm o padrão de referência devidamente arquivado.

A curva esboçada propicia a obtenção de algumas informações, tais como a estimativa de taxas de acumulação, superfícies de contêm hiatos (dimensionados), evidências de retrabalhamento e a identificação de seções condensadas. Do mesmo modo, permite também que se tenha ideia da idade absoluta de um evento de qualquer natureza observado na seção. Na figura 1.17 ilustram-se essas situações.

A estimativa da taxa de acumulação (Tx), como ilustrado para o intervalo situado entre os eventos **D5** e **N5**, pode ser obtida calculando-se a tangente do ângulo de inclinação da curva. É válido lembrar que não se deve confundir taxa de acumulação com taxa de sedimentação. No exemplo em questão, como os sedimentos encontram-se compactados, é impossível estimar taxas de sedimentação adequadamente.

Como se sabe, o termo hiato refere-se à ausência do registro do tempo. No gráfico elaborado, há a ausência de 1 Ma, indicado pelo segmento horizontal e paralelo ao eixo das abscissas que, nas ordenadas, se situa em 560 m. Neste ponto da seção, as últimas ocorrências dos fósseis indicativos de 30 Ma (**P6**, **D7** e **N9**, figuras 1.7 e 1.17) encontram-se juntas àquelas dos fósseis que indicam o horizonte de 31 Ma (**P5**, **F7** e **N8**), evidenciando, portanto, o hiato de 1 Ma.

O termo retrabalhamento relaciona-se à ocorrência de um ou mais táxons em meio a uma associação mais nova. Em 500 m tem-se uma ocorrência isolada de **D5**, cuja extinção é assinalada em 34 Ma e estratigraficamente registrada em torno de 900 m. Portanto, a coordenada, no diagrama, relativa à profundidade de 500 m gera um ponto anômalo, totalmente fora da curva.

A principal característica de uma seção condensada é a deposição de pouco sedimento em um intervalo de tempo considerável, o que também é ilustrado no gráfico, em um intervalo situado entre 200 m e 300 m. Em situações deste tipo a curva adquire uma baixa inclinação em relação ao eixo das abscissas. Seções condensadas costumam exibir riqueza microfossilífera.

Finalmente, o gráfico permite ainda, agora no sentido inverso, a estimativa de uma idade absoluta para qualquer ponto da seção. Como ilustrado, em 850 m tem-se a observação de um evento **X** que, estratigraficamente, se situa entre os biorizontes **D5** (34,0 Ma) e **P4** (33,6 Ma, figura 1.7). Este evento pode ser de qualquer natureza como, por exemplo, uma feição de perfil geofísico (obtidos durante a perfilagem do poço – sônico, raios gama, resistividade, entre outros) ou uma anomalia química, cujos resultados são provenientes de análise dos elementos químicos que constituem as rochas da seção. No gráfico, é possível estimar que sua idade seja da ordem de 33,8 Ma. Se este evento ocorrer sistematicamente nas seções investigadas e mostrar consistência estratigráfica e idades absolutas semelhantes à obtida, passará, então, a fazer parte da base de dados do padrão de referência.

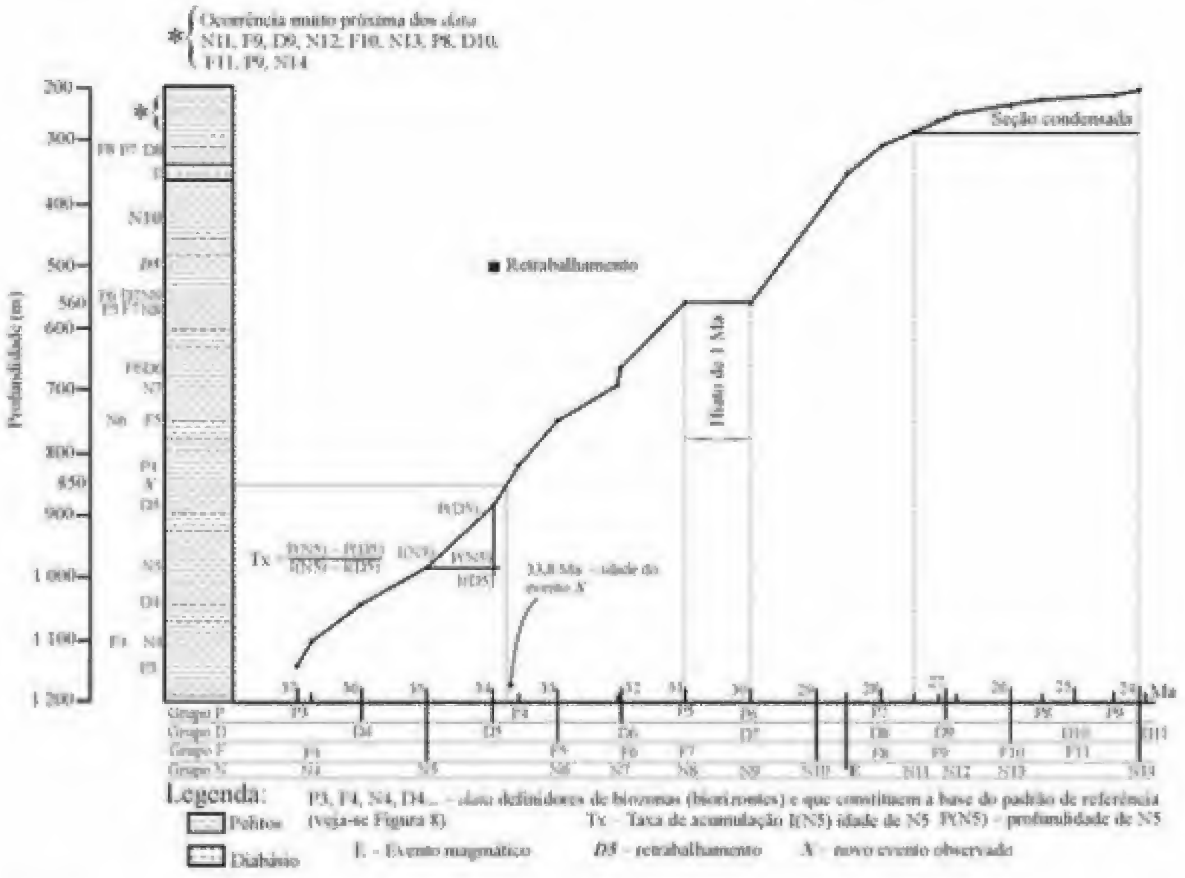


Figura 1.17 Exemplo hipotético de correlação gráfica elaborado para um poço de petróleo. As informações geocronológicas são provenientes da figura 1.7, principalmente.

O enfoque da correlação gráfica é um pouco diferente daquele da bioestratigrafia convencional. Enquanto esta última busca reconhecer e correlacionar camadas a partir de associações fósseis, a primeira detém-se na idade absoluta de eventos, principalmente surgimento e extinção de táxons e, secundariamente, outros de qualquer natureza (vulcanismo, feições grafoelétricas, anomalias químicas, entre outros). Na correlação gráfica, as biozonas, seus nomes complexos e seus códigos são suprimidos, valorizando-se, agora, o valor geocronológico (idade absoluta) de seus limites.

Com a aplicação deste método em várias seções ou poços, passa-se a buscar a correlação entre horizontes e mesma idade, não importando qual a origem dos mesmos. Não obstante, para que esses (bio)horizontes e suas respectivas idades sejam reconhecidos e correlacionados, todo um estudo de investigações micropaleontológicas deverá ser realizado.

Considerações Finais

Neste capítulo, foram introduzidos os principais conceitos relacionados à bioestratigrafia e como esta técnica de análise estratigráfica pode auxiliar no entendimento da evolução histórica das bacias sedimentares. Longe de tentar exaurir o tema, buscou-se mostrar como o estudo dos microfósseis pode produzir informações geológicas que subsidiam a pesquisa de uma área sedimentar, tanto em termos acadêmicos, quanto em termos econômicos. Com relação a este último aspecto, ênfase foi dada à sua aplicação na Geologia do Petróleo. Não obstante, deve ficar claro, para que a técnica tenha ampla aplicação é necessário que se conheçam detalhadamente os grupos microfósseis, sua paleobiologia e como evoluíram no tempo. Ao se investigarem amostras sob a óptica da micropaleontologia aplicada buscam-se eventos, que permitirão a proposição de biozonas.

Por questões de limitações operacionais e econômicas, no que se relaciona à obtenção de amostras isentas de contaminação quando se perfura um poço para petróleo, as amostras de calha constituem-se no principal material a ser investigados pelos micropaleontólogos. É a partir da investigação destas amostras que será delineado um arcabouço de tempo geológico que dará suporte às demais interpretações que objetivam, sempre, a localização de jazidas de hidrocarbonetos.

Finalmente, é interessante observar que com o progresso científico-tecnológico e a integração de informações, atualmente é possível a partir dos achados microfossilíferos inferir idades absolutas relativamente precisas paras as seções que preenchem as bacias sedimentares, a um custo relativamente baixo.

Referências

ANTUNES, R. L. 1997. *Introdução ao estudo dos nanofósseis calcários.* Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 115 p.

ANTUNES, R. L. & MELO, J. H. G. 2001. Micropaleontologia e Estratigrafia de Sequências. *In*: SEVERIANO RIBEIRO, H. J. P. (org.). *Estratigrafia de Sequências – Fundamentos e aplicações*, capítulo 7. Editora UNISINOS, São Leopoldo, p. 137-218.

ANTUNES, R. L. 2003. A micropaleontologia na estratigrafia de sequências. *In*: HARTMANN (ed.). ENCONTRO SOBRE A ESTRATIGRAFIA DO RIO GRANDE DO SUL: ESCUDO E BACIAS, 1. Porto Alegre, 14-16/05/2003, *Anais*..., Porto Alegre, SGB-Núcleo RS, p. 34-40.

ANTUNES, R. L.; SHIMABUKURO, S.; OLIVEIRA, L. C. V.; ROSA, A. L. Z.; COSTA, S. O.; CUNHA, A. A. S. & LIMA, F. H. O. 2004. Em busca da Bioestratigrafia de alta resolução – a performance do zoneamento de nanofósseis calcários da Petrobras. *Boletim de Geociências da Petrobras, 12*(2): 421-427.

ANTUNES, R. L. 2007. *Nanofósseis calcários do Quaternário da margem continental brasileira.* Petrobras. Série Ciência Técnica Petróleo – seção Exploração de Petróleo, v. 21, Rio de Janeiro, 76 p.

ARAI, M. 2002. Ocorrência de palinomorfos paleozoicos retrabalhados em sedimentos cretáceos do Brasil: seu significado geológico. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 41. João Pessoa. *Boletim de Resumos*, p. 41.

BGP. 2007. *Boletim de Geociências da Petrobras* – Cartas Estratigráficas, *15*(2): 573p.

BOLLI, H. M. 1966. Zonation of Cretaceous to Pliocene marine sediments based on planktonic foraminifera. *Boletino Informativo Asociacion Venezolana de Geologia, Mineria y Petroleo*, *9*(1): 3-32.

DIAS-BRITO, D. 1989. A micropaleontologia na indústria do petróleo. *Revista Brasileira de Geociências*, *19*(2): 256-259.

FAIRCHILD, T. R.; TEIXEIRA, W. & BABINSKI, M. 2000. *Em busca do passado do planeta*. *In*: TEIXEIRA, W.; TOLEDO, M. C. M.; FAIRCHILD, T. R. & TAIOLI, F. (org.). *Decifrando a Terra*. Oficina de textos, p. 305-326.

GARTNER, S. 1977. Calcareous nannofossil biostratigraphy and revised zonation of the Pleistocene. *Marine Micropaleontology*, *2*: 1-25.

JABLONSKI, D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. *In*: ELLIOT, D. K. (ed.). Dynamics of extinction. JOHN WILEY & Sons, New York, p. 183-230.

LEINZ V. & AMARAL, S E. 1980. *Geologia Geral*. Série 3 (Ciências puras) Ed. Nacional. São Paulo, 397 p.

MARTINI, E. 1971. Standard Tertiaty and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. *In*: FARINACCI, A. (ed.). CONFERENCE OF PLANKTONIC MICROFOSSILS, Roma, 1970. *Proceedings*.... Edizioni Tecnoscienza, Roma, v. 2, p. 739-785.

MENDES, J. C. 1984. *Elementos de Estratigrafia*. Ed. da Universidade de São Paulo (EDUSP). São Paulo, 565 p.

MENDES, J. C. 1988 *Paleontologia Básica*. Ed. da Universidade de São Paulo (EDUSP). São Paulo, 347 p.

NASC. 1983. *North American Stratigrafic Code*. The American Association of Petroleum Geologists Bulletin (AAPG Bull), *67*(5): 841-875.

NASC. 2005. *North American Stratigrafic Code*. The American Association of Petroleum Geologists Bulletin (AAPG Bull), *89*(11): 1 547-1 591.

PEARSON, P. N. 1998. *Evolutionary Concepts in Biostratigraphy* . *In*: DOYLE, P. & BENNETT, M. R. (eds.). *Unlocking the Stratigraphical Record. Advances in Modern Stratigraphy*. Wiley, p. 124-144.

PETRI, S.; COIMBRA, A. M.; AMARAL, G.; OJEDA Y OJEDA, FÚLFATO, V. J. & PONÇANO, W. L. 1986. Código brasileiro de nomenclatura estratigráfica. *Revista Brasileira de Geociências*, *16*: 372-376.

PETROBRAS.DEPEX. 1984. *Manual de subsuperfície. Roteiro básico para o acompanhamento geológico de poços*. Instituto Brasileiro de Petróleo (IBP). Rio de Janeiro, 244 p.

PROTHERO, D. R. 1989. *Biostratigraphy* . *In*: PROTHERO, D. R. (ed.). Interpreting the Stratigraphic Record. W.H. Freeman and Company, p. 229-247.

RBG. 2005. Revista Brasileira de Geociências, *Edição temática especial. Ciclicidade na sedimentação*, *35*: 161 p.

SHIMABUKURO, S. 1994. "*Braarudosphaera chalk*": *investigações sobre a gênese de um marco estratigráfico*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 120 p.

STURROCK, S. J. 1996. *Biostratigraphy* . *In*: EMERY, D. & MYERS, K. J. (eds.). *Sequence Stratigraphy*. Blackwell Science, p. 89-107.

VIANA, C. F.; GAMA JR. E. G.; SIMÕES, I. A.; MOURA, J. A.; FONSECA, J. R. & ALVES, R. J. 1971. Revisão estratigráfica d a Bacia do Recôncavo/Tucano. *Boletim Técnico da Petrobras*, *14*(3/4): 157-192.

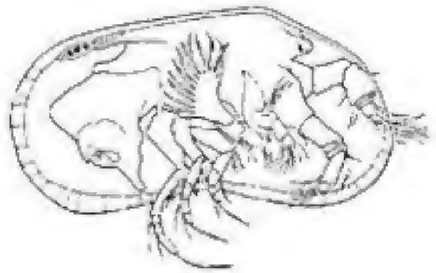
TASSINARI C. G. 2000. *Tectônica global*. *In*: TEIXEIRA, W.; TOLEDO, M. C. M.; FAIRCHILD, T. R. & TAIOLI, F. (org.). *Decifrando a Terra*. Oficina de Textos, p. 97-112.

ZERFASS, G. S. A. & ANDRADE, E. J. 2008. Foraminíferos e Bioestratigrafia: uma abordagem didática. *Terra Didatica*, *3*(1): 18-35.

2

Ostracodes

João Carlos Coimbra
Cristianini Trescastro Bergue



Os ostracodes constituem um grupo de microcrustáceos com amplo registro fóssil, caracterizado por possuir o corpo completamente envolvido em uma carapaça bivalve de composição quitino-calcítica (figura 2.1). A carapaça é secretada pela epiderme e estruturada de forma similar a dos moluscos bivalvios, porém, sem linhas de crescimento. Enquanto naqueles o crescimento ocorre de forma contínua, nos ostracodes ele é descontínuo, realizado através de ecdises. A maioria mede entre 0,4 e 1,0 mm de comprimento na fase adulta, embora alguns excedam estas dimensões.

Apesar do tamanho, o estudo destes microfósseis mostra-se como um dos mais instigantes e reveladores da paleontologia. Isto se deve a várias peculiaridades que apresentam, algumas das quais serão abordadas no presente capítulo. Uma das mais significativas é o vasto registro fóssil que alia grande diversidade e abundância em praticamente todos os paleoambientes aquáticos marinhos e não marinhos. Além disso, o pequeno tamanho e os ciclos vitais curtos permitem abordagens neontológicas nos campos da morfologia, ecologia e genética, tornando-os um grupo modelo para estudos na área da biologia evolutiva (Martens & Horne, 2000).

A carapaça calcificada dos ostracodes lhes confere um elevado potencial de fossilização. Em alguns casos ocorrem em grandes concentrações nas rochas sedimentares, as quais recebem o nome informal de ostracoditos. A carapaça pode se preservar com ou sem alteração da sua estrutura, através de recristalização, substituição por sílica ou piritização. Em algumas circunstâncias é completamente dissolvida durante o processo de fossilização, preservando-se somente na forma de moldes, que podem revelar feições da morfologia interna como a margem interna e as impressões musculares (figura 2.2F).

Embora tenham surgido no mar, o registro fóssil indica que a partir do Carbonífero estes crustáceos passaram a colonizar também hábitats não marinhos. Atualmente, podemos encontrar espécies de ostracodes vivendo em praticamente todos os tipos de ambientes aquáticos, desde a plataforma continental até as planícies abissais, e do reservatório de água de bromélias epífitas até águas subterrâneas (hábito estigobítico). Alguns gêneros colonizaram inclusive o humo de florestas, sendo um deles, *Intrepidocythere*, recentemente descrito no Brasil (Pinto *et alii*, 2008). A flexibilidade adaptativa destes organismos é expressa não só nos diferentes hábitos de vida que apresentam (bentônico, planctônico ou necto-bentônico) como também nas variações morfológicas da carapaça e apêndices. Estas estruturas refletem adaptações a substratos, recursos alimentares e estratégias reprodutivas.

Os ostracodes são ovíparos e podem se reproduzir de forma sexuada ou assexuada, por partenogênese, a qual é mais comum em espécies de água doce. Em alguns casos ocorre a chamada partenogênese geográfica, na qual a reprodução se dá de forma sexuada em algumas regiões, e de forma assexuada em outras. Os ovos podem ser depositados ou retidos no interior da carapaça. Algumas espécies dulciaquícolas produzem ovos resistentes à dessecação. Esta estratégia talvez represente uma adaptação à mudanças sazonais no ambiente. Autores como Sohn (1996) demonstraram inclusive, que nestas condições seus ovos podem se dispersar passivamente através das correntes atmosféricas.

Morfologia e Biologia

O corpo dos ostracodes pode ser dividido basicamente nas regiões cefálica e tóraxica. Neste último, os segmentos encontram-se bastante fusionados sendo difícil distingui-los sem o uso de técnicas de microscopia adequadas (Tsukagoshi & Parker, 2000). O número de apêndices pode variar de cinco a sete pares, conforme o hábitat e hábito da espécie. Uma única espécie, *Manawa staceyi*, apresenta oito pares de apêndices. Os apêndices cefálicos estão relacionados com funções sensoriais e locomotoras (antênulas e antenas) e alimentares (mandíbulas e maxilas). Já os toráxicos possuem função principalmente locomotora. Na região posterior do corpo existe um par de estruturas denominadas furca, que podem desempenhar funções diversas, como locomoção, alimentação ou escavação, dependendo do grupo considerado (Meisch, 2007).

Os ostracodes são onívoros, com tubo digestivo completo. Os planctônicos alimentam-se principalmente de diatomáceas e partículas orgânicas, enquanto os bentônicos são em sua maioria detritívoros e, em alguns casos, filtradores. Espécies do gênero *Paradoxostoma* têm as mandíbulas modificadas para sugar a seiva das plantas sobre as quais vivem. As trocas gasosas ocorrem por difusão através da superfície do corpo, havendo um sistema circulatório aberto apenas em espécies necto-bentônicas e planctônicas (Myodocopomorpha) que em geral têm maiores dimensões.

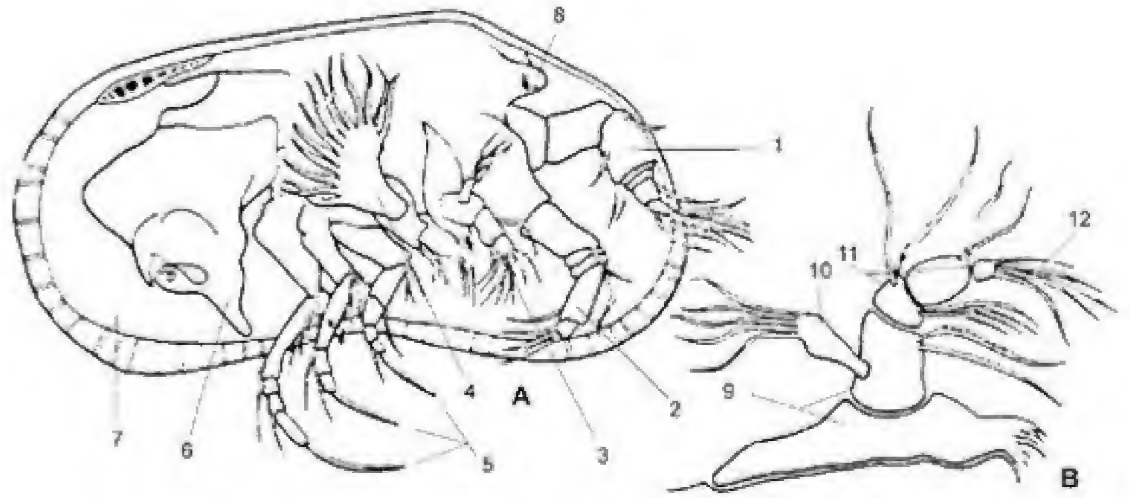


Figura 2.1 Morfologia das partes moles de um ostracode vivente (diagramático). (A) Vista lateral com a valva direita removida. 1. Antênula; 2. Antena; 3. Mandíbula; 4. Maxila; 5. Patas; 6. Pênis; 7. Carapaça; 8. Olho. (B) Estrutura básica de um apêndice (mandíbula). 9. Protopodito (com dois segmentos); 10. Exopodito; 11. Endopodito (com três segmentos); 12. Setas.

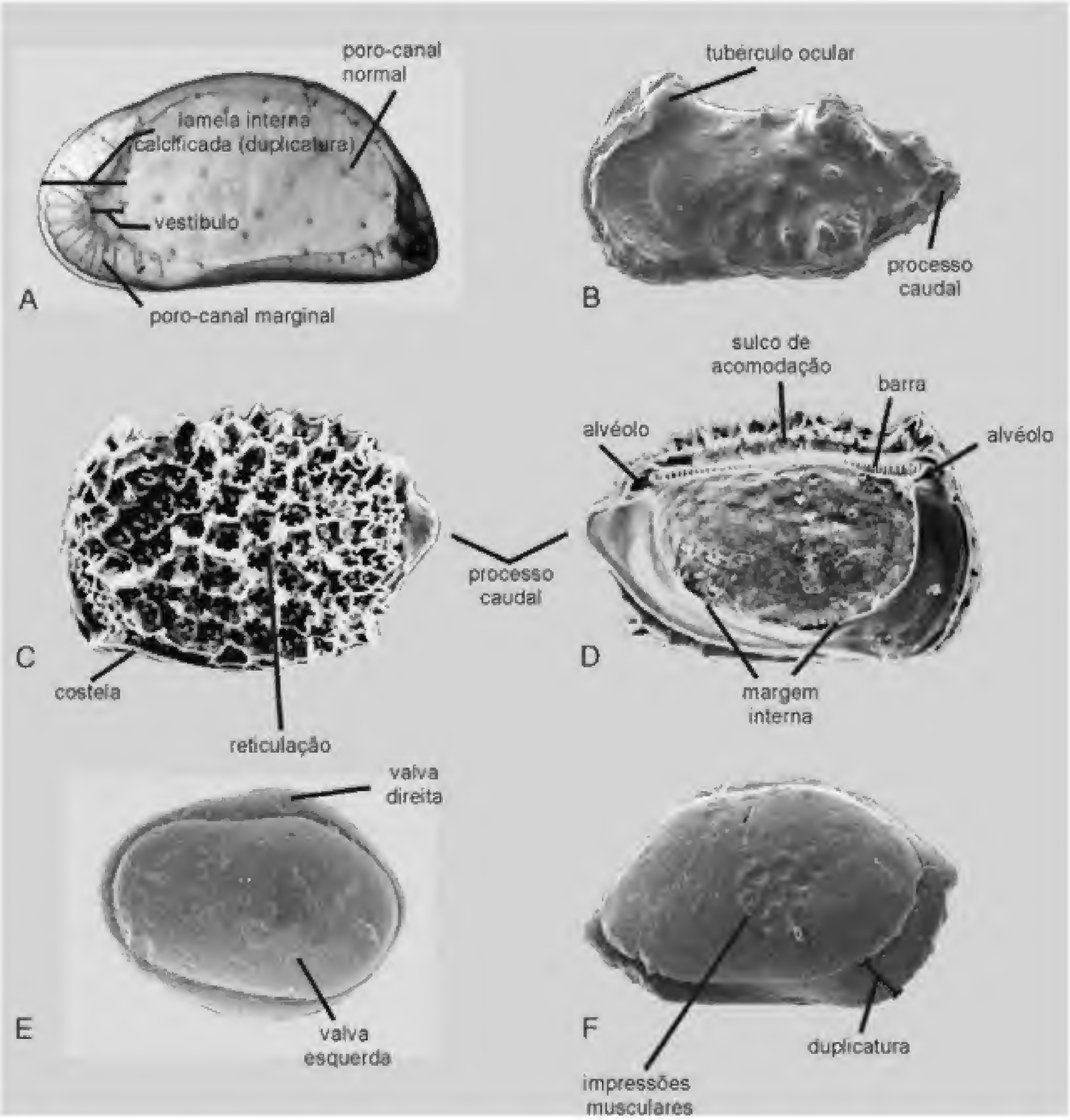


Figura 2.2 (A) *Krithe reversa*, Quaternário, Bacia de Campos, valva direita em microscopia óptica (fotografia de D.D. Nicolaidis). (B) *Peloriops* sp., Cenomaniano, Jordânia, carapaça em vista lateral esquerda. (C) *Eucytherura* sp., Quaternário, Bacia de Santos, valva esquerda em vista externa. (D) Mesmo espécime em vista interna. (E) *Cytherella gigantosulcata*, Cenomaniano, Jordânia, carapaça em vista lateral esquerda. (F) *Bairdoppilata* sp., Cenomaniano, Bacia de Pelotas, molde com impressões de elementos morfológicos internos (fotografia de G.B. Rodrigues).

Os principais órgãos de percepção são as cerdas sensoriais e os olhos. As cerdas sensoriais são estruturas tácteis que atravessam a carapaça através de poro-canais, os quais dividem-se em dois grupos principais. Os poro-canais normais (ou laterais) são os que atravessam perpendicularmente a superfície da carapaça, e os poro-canais marginais (ou radiais) são subparalelos à superfície externa (figura 2.2A). Os olhos, quando presentes, podem ser simples ou, mais raramente, compostos. Em alguns ostracodes bentônicos marinhos estão alojados em uma estrutura da carapaça denominada tubérculo ocular (figura 2.2B). Ostracodes de águas profundas e estigobíticos são usualmente cegos.

O crescimento se dá através de uma sequência de mudas, na qual uma nova carapaça é secretada e a preexistente descartada no ambiente. Para atingir a fase adulta, um ostracode passa por até oito estágios de crescimento (Adulto, A-1, A-2, A-3... A-8) ao longo dos quais aumentam o volume do corpo e o número de apêndices (figura 2.3). Os juvenis podem ser distinguidos dos adultos tanto pelo tamanho quanto pela ornamentação. As carapaças juvenis são menores e apresentam a ornamentação menos desenvolvida. Além disso, são menos calcificadas, razão pela qual possuem menor potencial de preservação.

As carapaças dos ostracodes podem ser transparentes, translúcidas ou opacas. As formas são bastante variadas, porém, em geral são subovaladas, subelípticas ou sub-retangulares. Cada valva é composta por uma lamela externa e uma lamela interna, sendo a última calcificada apenas em sua margem periférica, a qual recebe o nome de duplicatura (figura 2.4). A parte mais saliente da duplicatura é a prega. Embora as valvas possam ter tamanhos iguais, em geral a valva esquerda é levemente maior que a direita, sobrepondo-a parcialmente. Porém, no gênero *Cytherella*, por exemplo, esta relação é inversa (reversão de valvas) e a valva direita sobrepõe totalmente a valva esquerda (figura 2.2D).

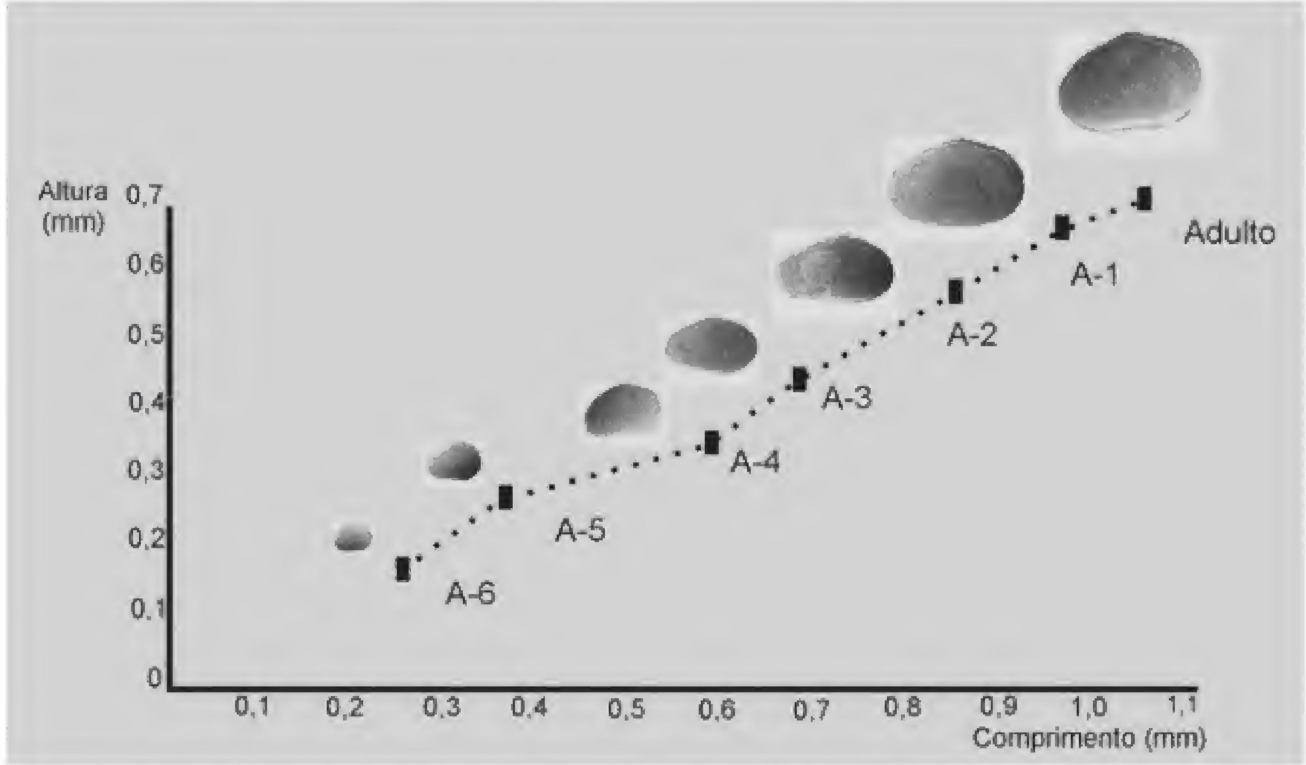


Figura 2.3 Estágios ontogenéticos de *Harbinia* sp. (Formação Santana, Bacia do Araripe), mostrando variações de tamanho e forma entre diferentes instars.

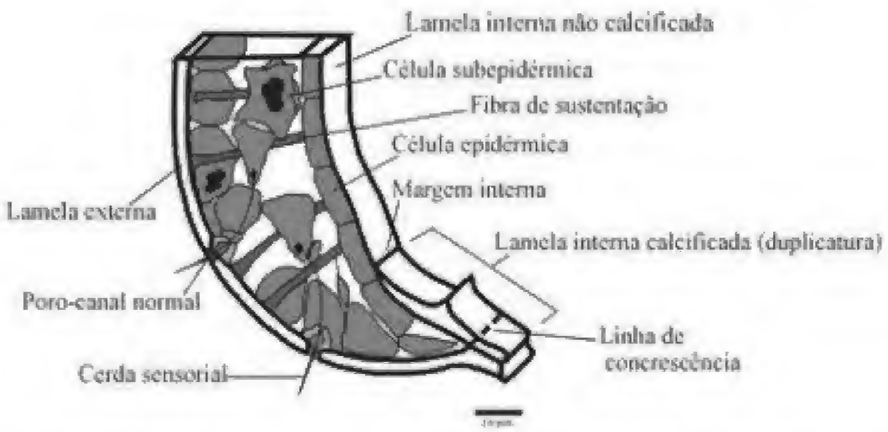


Figura 2.4 Feições morfológicas da porção periférica da carapaça de um ostracode (modificado de Kesling, 1951).

Um dos caracteres morfológicos da carapaça mais importantes para a sistemática é a charneira. Dá-se o nome de linha de charneira à linha externa ao longo da qual as duas valvas se articulam. Raras espécies, como as do gênero *Cytherella* não possuem charneira, havendo apenas um encaixe entre as valvas. Nos demais grupos esta estrutura é composta por diferentes arranjos de elementos chamados dentes, alvéolos, barras e caneluras. Estes arranjos são característicos de determinados gêneros, residindo aí sua importância taxonômica. As charneiras dos ostracodes podem ser agrupadas em três tipos básicos (figura 2.5), cada um deles com variantes em um ou mais elementos. Esta estrutura modifica-se ao longo do desenvolvimento ontogenético. Na espécie *Hemicythere quadrinodosa*, por exemplo, passa de um tipo no estágio A-1, a outro no estágio adulto. A charneira do estágio A-1 é, por sua vez, idêntica à charneira do adulto de uma outra espécie da mesma família, *Finmarchinella uranipponica*, constituindo um exemplo de heterocronia no desenvolvimento dos ostracodes (Tsukagoshi & Kamiya, 1996). O leitor mais interessado poderá encontrar detalhes sobre os diferentes tipos de charneiras em Scott (1961), o qual é a literatura mais utilizada a respeito da morfologia desta estrutura. Mais recentemente, Yamada (2007) propôs um novo modelo de classificação das charneiras baseado na ultraestrutura dos diferentes arranjos entre os elementos de articulação e o ligamento.

1. ADONTE. É o tipo mais simples, composta por uma barra que se encaixa na canelura da valva oposta. Todos os ostracodes eopaleozoicos e a maioria dos ostracodes dulciaquícolas atuais (Cypridoidea) possuem charneira adonte.

2. MERODONTE. Apresenta três elementos em cada valva: anterior, mediano e posterior. Os elementos anteriores e posteriores são usualmente dentes ou alvéolos; os medianos são constituídos por uma barra ou canelura. Surgiu no final do Paleozoico.

3. ANFIDONTE. É o tipo mais elaborado de charneira, formado por quatro ou mais elementos em cada valva, com dentes e alvéolos em ambas. Surgiu apenas no meso-jurássico.

O fechamento da carapaça é realizado pela ação dos músculos adutores, que se inserem próximo à região central da carapaça. Além dos adutores, outros músculos fixam-se nesta área, sendo o conjunto das marcas de inserção na superfície interna chamado impressões musculares centrais. O padrão de impressões sofreu profundas modificações ao longo da evolução dos ostracodes, com uma tendência de diminuição no número de cicatrizes. Da mesma forma que a charneira, estes padrões de impressão constituem características de grande importância taxonômica, havendo arranjos típicos para diferentes superfamílias (figura 2.6).

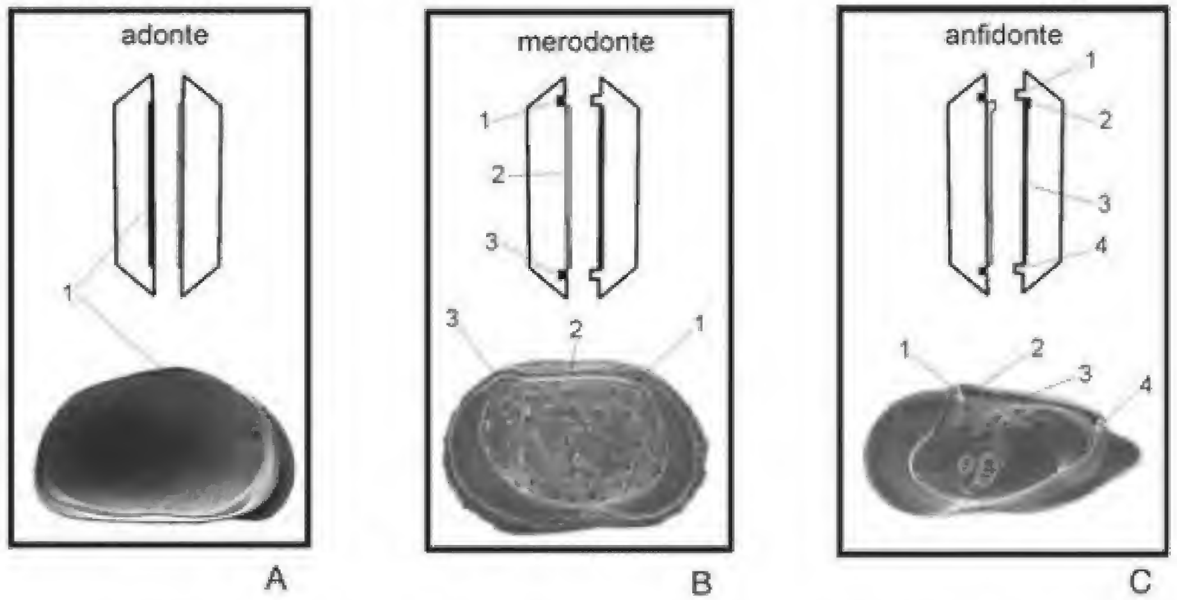


Figura 2.5 Tipos básicos de charneiras, a. adonte (*Chlamydotheca* sp., Recente, planície costeira do Rio Grande do Sul), 1. canelura; b. merodonte (*Saida ionia*, Quaternário, Bacia de Santos), 1 e 3. alvéolos, 2. barra; c. anfidonte (*Kunihirella* sp., Quaternário, Bacia de Santos), 1 e 4. dentes, 2. alvéolo, 3. canelura.

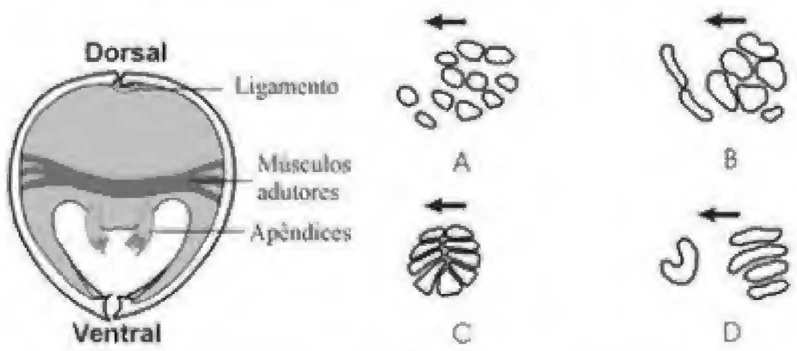


Figura 2.6 Secção transversal esquemática da carapaça de um ostracode mostrando a área de inserção dos músculos adutores e impressões musculares centrais típicas de algumas superfamílias. (A) Bardioidea. (B) Cypridoidea. (C) Darwinuloidea. (D) Cytheroidea. Setas indicam região anterior.

Embora em algumas espécies a carapaça seja completamente lisa, em outras a superfície externa apresenta diversos tipos de feições (espinhos, tubérculos, sulcos, entre outras) referidos como ornamentações. Certas espécies, em especial de ambientes dulciaquícolas e transicionais, como algumas dos gêneros *Limnocythere* e *Cyprideis* apresentam conspícuas variações intraespecíficas. Conforme ocorrem mudanças nas características químicas da água estas espécies podem mudar algumas feições da carapaça desenvolvendo nodulações ou espinhos (Carbonel *et alii*, 1990). Em *Cyprideis torosa*, uma espécie tipicamente eurialina, é possível verificar que as condições de nodulações ocorrem somente em baixa salinidade (menos que 5‰) e estão possivelmente relacionadas aos níveis de CaCO$_3$ dissolvido (Harten, 2000). A influência de outro fator além da salinidade no processo de nodação, diminui um pouco a aplicação desse fenômeno aos estudos de paleossalinidade, embora ainda possa ser útil para indicar condições oligohalinas.

A ornamentação da carapaça pode ser dividida em primária e secundária, sendo de fundamental importância para a identificação dos ostracodes. A ornamentação primária é mais proeminente e constante nas espécies de um mesmo gênero, enquanto diferenças na ornamentação secundária podem ser úteis na distinção de espécies ou subespécies. Além de proporcionar sustentação mecânica à carapaça, os ornamentos também a protegem contra a dissolução, principalmente em águas marinhas profundas. Os detritos carbonáticos (cocolitos, principalmente) acumulados entre os elementos da ornamentação criam uma zona de saturação na interface água/carapaça (Swanson, 1995) que favorece a preservação das carapaças. O trabalho de Silvester-Bradley & Benson (1971) constitui a principal referência para descrição das feições presentes na ornamentação das carapaças.

Alguns gêneros exibem forte dimorfismo sexual, no qual as carapaças dos machos são, geralmente, mais baixas e compridas e as fêmeas mais altas e largas (figura 2.7). Na descrição de alguns ostracodes paleozoicos não são utilizados os termos fêmea e macho, e os morfotipos atribuídos ao dimorfismo sexual são referidos como heteromorfos e tecnomorfos. As carapaças com a presença de uma estrutura denominada crumina são denominadas heteromorfos e consideradas de fêmeas. Por outro lado, os espécimes desprovidos desta estrutura são denominados tecnomorfos e considerados machos (figura 2.8).

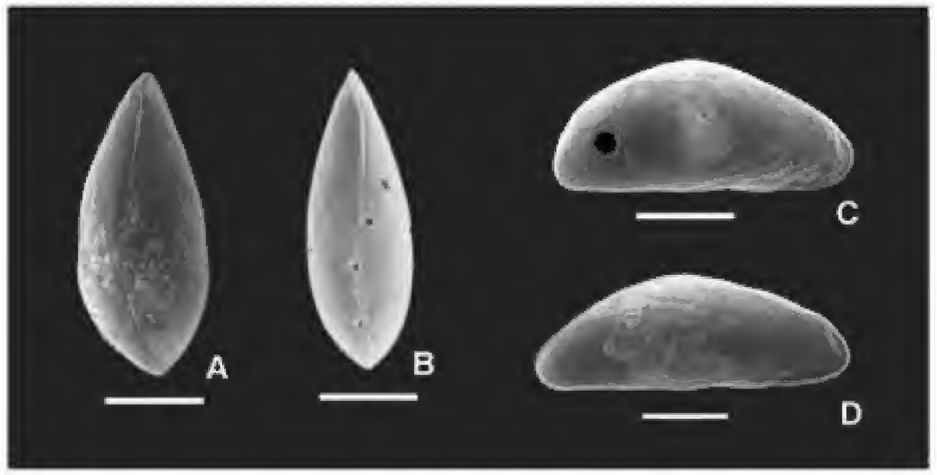


Figura 2.7 Dimorfismo sexual em *Pontocythere ornatolanguida*. (A) Carapaça da fêmea em vista dorsal. (B) Carapaça do macho em vista dorsal. (C) Valva direita da fêmea em vista lateral. (D) Valva direita do macho em vista lateral. Escalas: 100 µm.

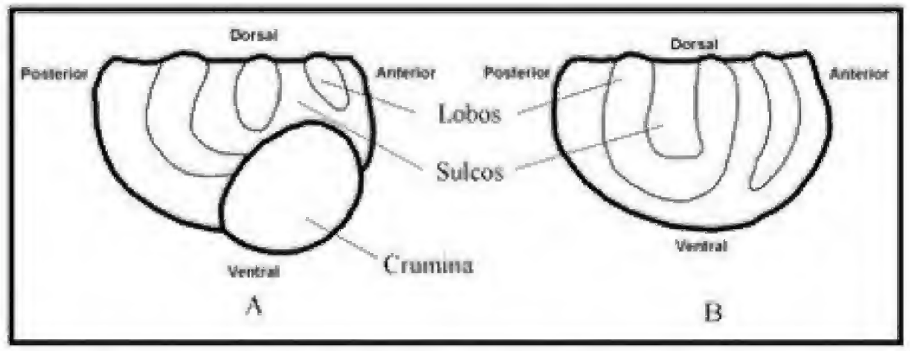


Figura 2.8 Representação esquemática de *Beyrichia buchiana* com algumas feições morfológicas típicas de ostracodes paleozoicos. (A) Heteromorfo. (B) Tecnomorfo (modificado de Benson *et alii*, 1961).

Classificação

Devido às peculiaridades do plano corporal, as relações filogenéticas dos ostracodes com os demais crustáceos não estão ainda bem definidas, havendo diferentes propostas para a classificação do grupo (Horne *et alii*, 2002). Ao longo da evolução dos artrópodes, muitos grupos adquiriram uma carapaça bivalve que reveste total ou parcialmente o corpo. Alguns dos *taxa* derivados da diversificação cambriana com estas características (Bradoriida e Phosphatocopida, por exemplo) outrora considerados ostracodes, foram excluídos do grupo em revisões modernas.

A classificação das formas viventes se baseia na morfologia dos apêndices e dos órgãos reprodutivos, além da morfologia da carapaça. Todavia, esta abordagem biológica não pode ser estendida para as formas fósseis, pois nelas raramente os apêndices são preservados. A partir da correlação entre os apêndices e os respectivos caracteres morfofuncionais das carapaças é possível estabelecer uma taxonomia mais natural para o grupo. A taxonomia dos ostracodes tem evoluído na medida em que avançam os conhecimentos relacionados a sua morfologia e filogenia. O sistema de classificação adotado aqui é o proposto por Liebau (2005), contudo modelos de classificação tradicionais como o de Benson *et alii* (1961) e Hartmann & Puri (1974) são ainda utilizados por alguns autores.

A. Superordem Podocopomorpha

Ordem Palaeocopida

(Ordoviciano–Permiano)

Os ostracodes desta ordem apresentam a carapaça bem calcificada com as valvas subiguais. A linha de charneira é longa e reta, e a superfície da carapaça pode apresentar sulcos e lobos. Estruturas marginais como carena, velum e pseudovelum são comuns. Podem apresentar variados tipos de dimorfismo sexual. Esta ordem está representada no Devoniano da Bacia do Paraná pelo gênero *Lapazites*. Gêneros característicos: *Beyrichia*, *Drepanellina*, *Lapazites*.

Ordem Punciocopida

(Devoniano–Recente)

Os punciocopídeos constituem um grupo muito peculiar de ostracodes, cuja classificação vem sendo debatida pelos especialistas nas últimas décadas. A carapaça distingue-se pela presença de uma carena caniculada, valva direita maior que a esquerda e pelos chamados dentes de suporte externos, localizados na porção terminal da charneira. Ocorrem predominantemente no Paleozoico, porém há uma espécie atual, *Manawa staceyi*, descrita na Nova Zelândia, que durante seu desenvolvimento passa de um estágio onde a carapaça é composta por uma única parte, até atingir a condição bivalve. Gêneros característicos: *Manawa*, *Promanawa*, *Puncia*.

Ordem Platycopida

(Ordoviciano–Recente)

Ostracodes platycopídeos caracterizam-se por um tipo de fechamento da carapaça chamado holosselênico, no qual a valva esquerda encaixa-se completamente na valva direita (como em uma placa de Petry), e pelo arranjo bisserial das cicatrizes adutoras. A charneira não apresenta nenhuma estrutura diferenciada e, via de regra, são cegos. Exceções a estas duas últimas características são encontradas no gênero *Keijcyoidea*, dotado de uma charneira simples composta por um dente na valva esquerda e alvéolo na direita. *K. infralitoralis*, é o único platycopídeo com olhos até agora descrito. Gêneros típicos: *Cavellina*, *Cytherella*, *Cytherelloidea*, *Keijcyoidea*.

Ordem Podocopida

(Ordoviciano–Recente)

Os podocopídeos constituem a maior e mais diversificada ordem de ostracodes viventes. As espécies pertencentes ao grupo apresentam a carapaça com caracteres morfológicos variados, que refletem adaptações a diferentes hábitats. A margem dorsal da carapaça é frequentemente convexa ou sub-retilínea. A charneira varia de adonte até tipos mais elaborados. As impressões musculares estão situadas logo à frente da metade do comprimento das valvas, normalmente em pequeno número e variando em forma e disposição. Com ou sem dimorfismo sexual. Habitam praticamente qualquer ambiente aquático. Os podocopídeos distribuem-se do Ordoviciano ao Recente, compreendendo o maior número de ostracodes pós-paleozoicos conhecidos. Gêneros característicos: *Bradleya*, *Cypridopsis*, *Loxoconcha*.

B. Superordem Myodocopomorpha

Ordem Cypridinida

(Siluriano–Recente)

Os cypridinídeos constituem um grupo de ostracodes bastante conservativo, que não apresentou mudanças morfológicas significativas desde seu surgimento no Siluriano. Apresentam carapaças levemente calcificadas, com rostro e uma incisura anterior por onde projetam-se as antenas. Charneira ausente ou pouco desenvolvida, composta por dentes posteriores na valva direita e elementos complementares na valva esquerda. Gêneros característicos: *Cyprella*, *Cypridella*, *Sarsiella*.

Ordem Halocypridida

(Devoniano–Recente)

Os halocyprididеos constituem um grupo muito diversificado de ostracodes, com a carapaça, em geral pouco calcificada e apêndices adaptados ao hábito planctônico. Alguns grupos desta ordem estão extintos, enquanto outros ocorrem até o Recente, constituindo importantes elementos do zooplâncton. Devido ao tamanho corporal algumas espécies possuem um sistema circulatório aberto. *Thaumatocypris* é uma típica forma batipelágica, enquanto *Danielopolina* habita cavernas submarinas. Há um grupo de hábito bentônico, com carapaças semicirculares e bem calcificadas, cujo registro fóssil é mais abundante. Gêneros característicos: *Conchoecia*, *Metapolycope*, *Polycope*.

Ordem Leperditicopida

(Ordoviciano–Devoniano)

Os leperditicopídeos compreendem os maiores ostracodes conhecidos, atingindo dimensões em geral entre 8 e 20 mm. As impressões musculares são compostas por várias cicatrizes. Estruturas internas radiais são interpretadas como possíveis indícios de um sistema circulatório, uma proposta um tanto plausível em virtude das dimensões do corpo. Há autores que propõem a exclusão dos leperditicopídeos dos ostracodes, contudo até que se obtenha informações adicionais referentes à morfologia dos apêndices, sua permanência no grupo parece ser a opção mais sensata. Gêneros característicos: *Eoleperditia*, *Hermannina*, *Leperditia*.

Distribuição Estratigráfica

A discussão acerca da distribuição estratigráfica dos ostracodes está diretamente relacionada à classificação do grupo. A maioria dos autores concorda que os ostracodes surgiram no Ordoviciano, quando aparecem os primeiros registros das ordens conhecidas, das quais apenas Palaeocopida e Leperditicopida não possuem representantes atuais. O evento de extinção em massa do Permo–Triássico, o maior até agora registrado, foi um grande marco na evolução do grupo, visto que as faunas paleozoicas diferem substancialmente das pós-paleozoicas.

Os ostracodes paleozoicos brasileiros são ainda pouco conhecidos. Pinto & Purper (1986) descreveram o paleocopídeo *Lapazites roesleri* no Devoniano da Bacia do Paraná. Os ostracodes permianos da Formação Corumbataí, daquela mesma bacia, foram estudados por Sohn & Rocha-Campos (1990), Almeida (2005) e Tomassi (2009). Por outro lado, os ostracodes mesozoicos tanto marinhos quanto não marinhos, são mais abundantes e melhor estudados nas bacias marginais e interiores do nordeste brasileiro. Alguns estudos representativos nesta área são: Pinto & Sanguinetti (1962), Delicio *et alii* (2000), Fauth *et alii* (2005) e Carmo *et alii* (2008).

De uma forma geral, o registro fóssil nos mostra que no Paleozoico o grupo teve seu apogeu entre o Devoniano e o Carbonífero. Foi também neste intervalo que as superfamílias Cypridoidea e Darwinuloidea (Ordem Podocopida) colonizaram o ambiente não marinho. Os padrões de diversidade das diferentes ordens sofreram sensíveis mudanças com os eventos de extinção em massa, principalmente os ocorridos no neodevoniano, no Permo–Triássico e posteriormente no Cretáceo–Paleógeno (figura 2.9). É possível que o conhecido evento disaeróbico global neodevoniano tenha afetado também os ostracodes, resultando numa redução de diversidade dos paleocopídeos, podocopídeos, halocypridídeos e na extinção dos leperditicopídeos. Uma evidência disso é o estudo de Casier & Lethiers (1998) no qual foi registrada uma redução de 75% da fauna no intervalo Frasniano–Fameniano. No Permo–Triássico, os paleocopídeos já estavam bastante reduzidos e a partir deste período os podocopídeos passaram a se diversificar.

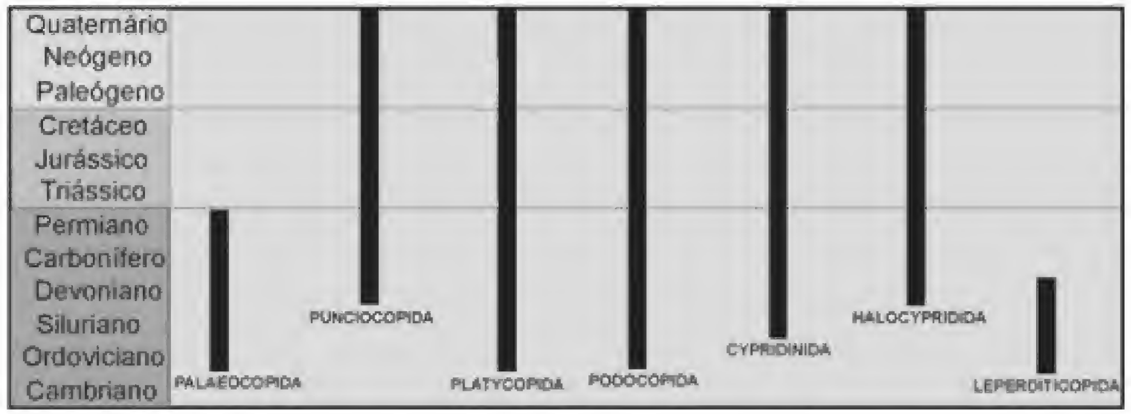


Figura 2.9 Distribuição estratigráfica das ordens de ostracodes.

Também no intervalo Cretáceo–Paleógeno diversos estudos investigaram o efeito sobre os ostracodes do evento de extinção em massa então ocorrido. O registro fóssil neste intervalo mostra que a maioria das linhagens sobreviveu e voltou a se diversificar no Paleógeno. Na Bacia Pernambuco-Paraíba, Fauth (2002) observou mudanças de diversidade e abundância nas associações das formações Gramame (Maastrichtiano superior) e Maria-Farinha (Daniano), atribuídas às mudanças ambientais.

Ainda no Cretáceo ocorreu a expansão da superfamília Cypridoidea. Nunca os ostracodes dulciaquícolas foram tão abundantes e diversificados como no eocretáceo, conforme atesta o próprio registro fóssil brasileiro. Nos mares do neocretáceo houve um aumento progressivo de gêneros, relacionado à abertura do Atlântico Sul, que culminaria no Cenozoico. Já no Paleógeno, a composição genérica das associações de ostracodes torna-se semelhante a do Recente, embora alguns gêneros atualmente com ampla distribuição nos mares, lagos e ambientes estuarino-lagunares tenham surgido apenas no Neógeno.

Paleobiogeografia

Os ostracodes ao longo do seu processo evolutivo adaptaram-se a praticamente todos os ambientes aquáticos, contudo a maior parte das espécies é encontrada em ambientes marinhos neríticos, batiais e abissais, com associações características em cada um deles.

Correlações realizadas com estes microfósseis foram muito importantes para o estudo da formação do Oceano Atlântico e evolução das bacias marginais associadas a este processo durante o eocretáceo. O estudo das assembleias lacustres do nordeste brasileiro e África auxiliou na compreensão do processo de separação das placas africana e sul-americana e no estabelecimento dos distintos paleoambientes (Tambareau, 1982).

Entre os ostracodes dualciaquícolas, gêneros como *Heterocypris* foram registrados em praticamente todos os continentes e a análise detalhada destas faunas pode refletir eventos de vicariância. Há vários modelos de dispersão propostos para explicar a ocorrência pandêmica de alguns *taxa*, baseados no potencial de resistência dos ovos, foresia e mesmo ação antrópica. Muitos deles, porém, carecem ainda de comprovação.

O estudo dos ostracodes dulciaquícolas do Brasil vem crescendo nos últimos anos. Além dos trabalhos desenvolvidos no sistema lagunar do litoral norte do Rio Grande do Sul durante a década de 1980 (Würdig, 1983; 1988), outros importantes estudos estão sendo desenvolvidos no país envolvendo, por exemplo, os ostracodes semiterrestres da Mata Atlântica (Pinto *et alii*, 2003; 2005).

Na Europa existem faunas distintas resultantes do isolamento geográfico promovido por eventos microtectônicos. Estes eventos proporcionaram a evolução de formas endêmicas, diferenciando a ostracofauna de regiões como a Península Ibérica e os Balcãs, daquela existente no restante da região Paleártica (Griffiths & Holmes, 2000).

Nos oceanos acredita-se que o atual padrão de distribuição estabeleceu-se no Eoceno (Benson, 1975). A partir da estratificação térmica dos oceanos em uma termosfera quente e uma psicrosfera fria, ocorrida há aproximadamente 40 Ma, as associações de águas rasas passaram a apresentar *taxa* com considerável grau de endemismo em virtude também da ausência de larvas planctônicas. Como ocorre com outros grupos de organismos, as associações de latitudes baixas são mais diversificadas do que as de latitudes altas. As faunas que habitam o Indo-Pacífico apresentam maior diversidade quando comparadas com as do Atlântico e acredita-se que aquela região seja um importante centro de origem e dispersão no Cenozoico.

Coimbra *et alii* (1999), estudando a zoogeografia e origem da fauna de ostracodes da plataforma continental equatorial brasileira verificaram que o Atlântico Sul Ocidental tem um número maior de espécies que o setor Oriental deste mesmo oceano. Este fato talvez possa ser explicado por especiação alopátrica controlada por oscilações do nível relativo do mar durante o Neógeno e Quaternário. A região equatorial da costa brasileira é muito mais recortada e possui pequenas ilhas, constituindo uma fisiografia diferente daquela encontrada na costa africana. Nesta, além disso, não ocorrem grandes rios que atuem como barreiras, como faz o Amazonas no setor ocidental. Os autores verificaram que grande parte dos gêneros registrados tiveram origem no Neógeno. Dentre as espécies não endêmicas quatro espécies migraram do Indo-Pacífico e duas surgiram no Mar de Tétis. As demais são restritas ao Atlântico Ocidental, Caribe ou Golfo do México.

Acreditava-se anteriormente, que as regiões profundas dos oceanos eram ambientes estáveis e habitados por faunas pouco diversificadas. Entretanto, estudos publicados nas últimas décadas demonstraram que as faunas de águas profundas são diversificadas e bastante sensíveis a mudanças hidrológicas, ressaltando sua aplicabilidade paleoceanográfica. Apesar disso, ambientes batiais e abissais são mais estáveis do que os neríticos e por esta razão alguns gêneros de ostracodes de águas profundas tendem a apresentar um padrão de distribuição pandêmico. Outros, tem distribuição mais restrita, demonstrando que tanto fatores históricos quanto ecológicos controlam a distribuição dos *taxa* nestas regiões.

Aplicações

Os ostracodes fósseis são largamente utilizados como indicadores paleoambientais. Os estudos paleoecológicos baseados nestes organismos apoiam-se em métodos como comparação atualística, morfologia adaptativa da carapaça e estrutura populacional. Alguns gêneros cenozoicos possuem espécies viventes, o que torna as interpretações paleoecológicas mais fáceis. Contudo, como ocorre com muitos outros grupos, à medida que se recua no tempo, o registro se torna mais incompleto e de difícil interpretação.

Ao se propor um modelo paleoambiental baseado em ostracodes (figura 2.10) deve-se considerar integralmente a composição das associações presentes. Neste tipo de abordagem uma série de aspectos tafonômicos precisam ser avaliados, em especial a autoctonia dos fósseis. Após a muda ou morte do ostracode, sua carapaça comporta-se como uma partícula sedimentar, sujeita a processos de abrasão, dissolução e transporte. Assim, a presença ocasional de valvas de táxons dulciaquícolas como *Cypridopsis* ou *Darwinula* em uma associação, não é suficiente para caracterizar o paleoambiente como continental. É preciso analisar a associação como um todo, pois é possível que elementos não marinhos provenientes da descarga de um rio sejam carreados e depositados na plataforma. No próprio ambiente marinho ocorrem processos de transporte sedimentar, ao longo da plataforma ou da plataforma ao talude. Neste, o aporte de sedimentos traz consigo carapaças de espécies neríticas gerando associações batiais compostas pela mistura de elementos autóctones e alóctones. Este processo, embora útil no dimensionamento da sedimentação em uma margem continental, pode fornecer dados fictícios sobre a distribuição batimétrica dos táxons, se a ocorrência de transporte não for levada em consideração.

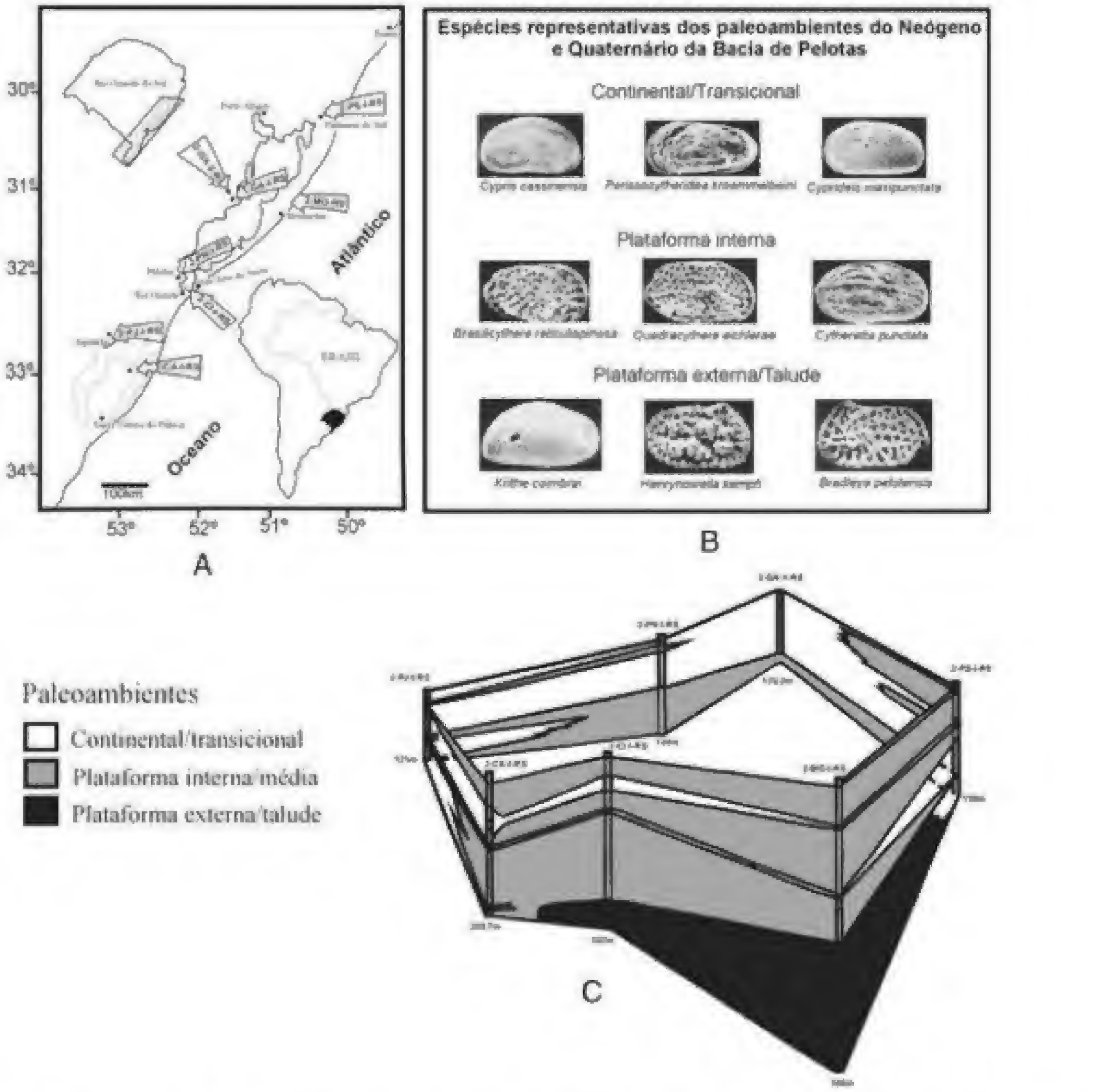


Figura 2.10 Variações do nível relativo do mar ao longo do Neógeno e Quaternário na Bacia de Pelotas, baseado no estudo de ostracodes. (A) Mapa de localização das perfurações. (B) Espécies representativas dos diferentes paleoambientes. (C) Diagrama em cerca ilustrando as variações do nível relativo do mar (modificado de Carreño *et alii*, 1999).

Características tafonômicas das carapaças como o grau de abrasão e fragmentação podem ser indicadoras de transporte *post mortem*. Aliado a estas, a estrutura populacional, ou seja, a razão juvenil/adulto é também um indicador de autoctonia. Considerando que um ostracode sofre mudas ao longo do seu desenvolvimento se encontraria em uma tanatocenose, teoricamente, a carapaça do adulto e a dos demais instars. Esta tanatocenose ideal, entretanto, é encontrada apenas em cultivos de laboratório, pois na prática as carapaças dos instars iniciais raramente se preservam no sedimento devido a sua fragilidade. Na maioria dos casos, as tanatocenoses são compostas por apenas quatro ou cinco instars de uma espécie, os quais em virtude dos seus distintos tamanhos e massas têm, igualmente, comportamentos hidrodinâmicos diferenciados. Assim, estão sujeitos a transporte diferencial no qual as carapaças dos primeiros instars são mais leves e mais suscetíveis à remobilização. Whatley (1988) propôs um modelo onde aplicou este princípio como um indicador dos níveis de energia de um ambiente, bem como na determinação da autoctonia dos elementos de uma associação. Exemplos de abordagens sobre este tópico em estudos desenvolvidos no Brasil podem ser encontrados em Coimbra *et alii* (2006) e Bergue & Coimbra (2008).

Outro aspecto importante a ser considerado são as preferências ecológicas de determinados *taxa* (figura 2.10). Há gêneros característicos de ambientes dulciaquícolas, mixoalinos ou marinhos. Outros, porém, como *Limnocythere* e *Ilyocypris* são ostracodes dulciaquícolas que eventualmente toleram certo nível de salinidade. *Cyprideis*, por sua vez, um típico habitante de ambientes mixoalinos, pode também ser registrado em ambientes de plataforma interna. A flexibilidade ecológica destes gêneros reforça a importância de se considerar a associação como um todo no momento de se utilizar os ostracodes como indicadores paleoambientais.

A rigor não existem caracteres morfológicos exclusivos de espécies de um ou de outro ambiente, embora algumas tendências podem ser observadas. Os Cypridoidea, grupo ao qual pertence mais de 90% dos ostracodes de água doce, podem prontamente ser distinguidos dos ostracodes marinhos pela forma, carapaças lisas, pouco calcificadas e charneira adonte. Porém, gêneros marinhos como *Argilloecia* e *Paracypris*, também apresentam estas características. Atualmente, os cypridoides habitam principalmente pequenos corpos d'água ou regiões menos profundas de lagos e lagoas. Outros aspectos interessantes da biologia destes organismos é serem necto-bentônicos ou viverem associados à vegetação aquática, e apresentarem ciclos reprodutivos curtos.

No ambiente marinho, a maioria das espécies é bentônica e tem sua distribuição controlada por fatores como a salinidade, o substrato e a temperatura. As carapaças são fortemente calcificadas e ornamentadas, e geralmente possuem charneiras robustas. Algumas espécies são euritérmicas, enquanto a maioria tem um limite térmico de ocorrência bem definido. A natureza do substrato tem um forte efeito sobre a composição das associações, principalmente no que se refere a sua abundância. Sedimentos finos são mais ricos em ostracodes do que os grossos. Além da granulometria, o grau de compactação também influencia as populações, visto que alguns ostracodes, como *Krithe* são infaunais.

> Ostracodes marinhos são bons indicadores de eventos paleoclimáticos e paleoceanográficos, tais como mudanças hidrológicas, variações no nível relativo do mar e produtividade (Benson, 1990; Yasuhara & Cronin, 2008). No Brasil, Carreño *et alii* (1999), Bergue *et alii* (2006) e Nicolaidis (2008) realizaram estudos paleoceanográficos nas bacias de Pelotas, Santos e Campos, respectivamente, com base em associações de ostracodes, elementos-traço e isótopos estáveis.

Inferências sobre paleossalinidade e paleotemperatura podem também ser obtidas através de análises isotópicas e de elementos-traço em ostracodes. O gênero mais utilizado para esta finalidade é *Krithe*, embora outros como *Loxoconcha*, *Bythocypris* e *Henryhowella* tenham sido igualmente testados. No ambiente não marinho, estudos desta natureza foram satisfatoriamente realizados em espécies de *Candona* (Mazzini, 2005; Xia *et alii*, 1997).

Os ostracodes têm ainda grande potencial bioestratigráfico (figura 2.11) devido à curta amplitude temporal de algumas espécies. Em virtude do seu amplo espectro ambiental, os ostracodes podem ser utilizados no zoneamento de quase todos os tipos de fácies, inclusive depósitos mixoalinos e lacustres, onde constituem os microfósseis calcários mais abundantes. Contudo, por serem organismos predominantemente necto-bentônicos, seu valor bioestratigráfico é diminuído pelo controle de fácies.

Um exemplo da aplicação biestratigráfica dos ostracodes é o zoneamento proposto para as bacias mesozoicas brasileiras, destacando-se a Bacia do Recôncavo/Tucano (Viana *et alii*, 1971), o qual serve de base para as demais bacias cretáceas não marinhas do Brasil, como a Bacia do Araripe (Coimbra *et alii*, 2002). O biozoneamento é economicamente muito importante em bacias com rochas geradoras e reservatório de petróleo. Na Bacia do Recôncavo/Tucano muitas das biozonas estabelecidas com base em ostracodes alcançam alta resolução temporal, por vezes inferior a um milhão de anos. Também é possível observar níveis de extinção dos *taxa* ocasionados por fatores ambientais que refletem eventos temporais bem definidos. Um outro exemplo de aplicação bioestratigráfica é o trabalho de Viviers *et alii* (2000), nas bacias Potiguar e Sergipe, que apresenta o zoneamento das seções marinhas do intervalo Aptiano–Campaniano.

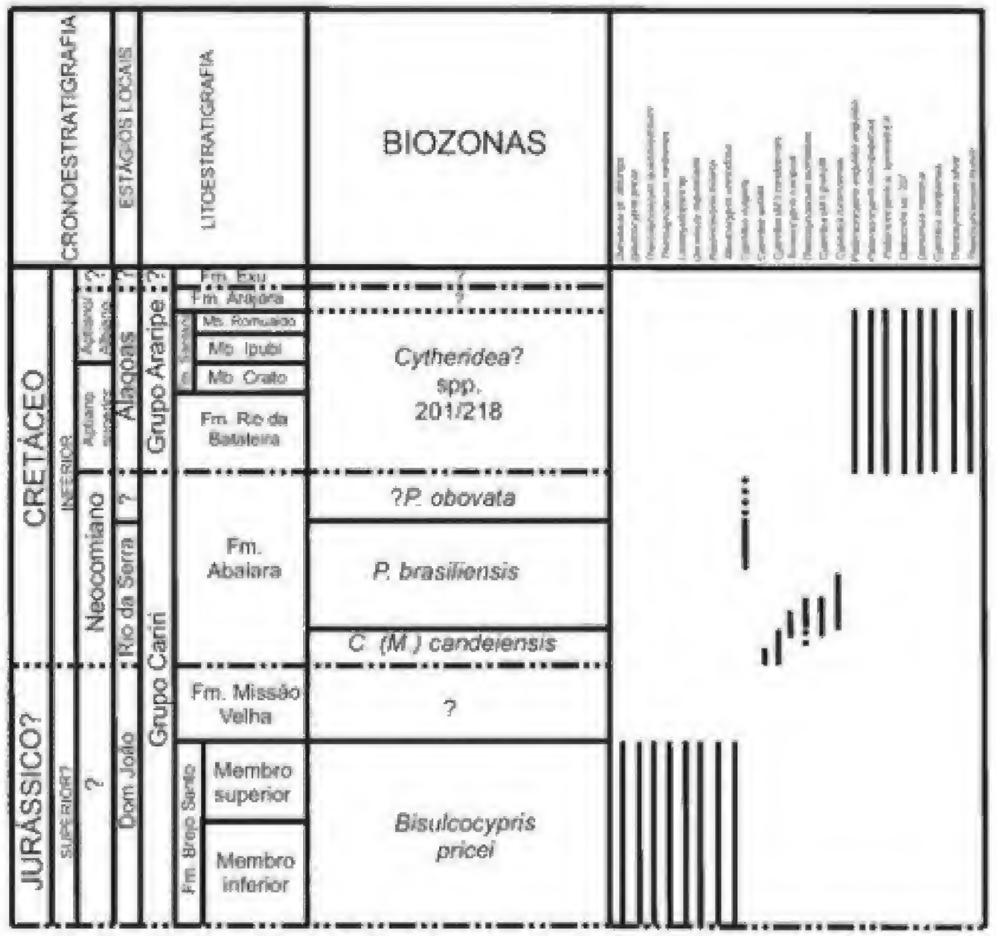


Figura 2.11 Arcabouço bioestratigráfico da Bacia do Araripe com base em ostracodes (modificado de Coimbra *et alii*, 2002).

Referências

ALMEIDA, C. M. 2005. *Taxonomia e paleoecologia de ostracodes do Permiano da Bacia do Paraná, estado de Goiás, Brasil: considerações paleoambientais e cronoestratigráficas*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, 59 p.

BENSON, R. H. 1975. The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages. *Lethaia*, *8*: 69-83.

BENSON, R. 1990. Ostracoda and the discovery of global Cainozoic palaeoceanographical events. *In*: WHATLEY, R. & MAYBURY, C. (eds.). *Ostracoda and Global Events*. Londres: Chapmann and Hall, p. 41-58.

BENSON, R. H.; BERDAN, J. M.; BOLD, W. A.; HANAI, T.; HESSLAND, I.; HOWE, H. V.; KESLING, R. V.; LEVINSON, S. A.; REYMENT, R. A.; MOORE, R. C.; SCOTT, H. W.; SHAVER, R. H.; SOHN, I. G.; STOVER, L. E.; SWAIN, F. M.; SYLVESTER-BRADLEY, P. C. & WAINWRIGHT, J. 1961. Systematic descriptions. *In*: MOORE R. C. & PITRAT C. W. (eds.). 1961. *Treatise on Invertebrate Paleontology, part Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda*. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, p. 99-421.

BERGUE, C. T. & COIMBRA, J. C. 2008. Late Pleistocene and Holocene bathyal ostracodes from the Santos Basin, southeastern Brazil. *Palaeontographica Abteilung A*, *285*: 101-144.

BERGUE, C. T.; COSTA, K. B.; DWYER, G. & MOURA, C. 2006. Bathyal ostracode diversity in the Santos Basin, Brazilian southeast margin: response to late Quaternary climatic changes. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(2): 201-210.

CARBONEL, P.; MOUGUIART, P. & PEYPOUQUET, J. P. 1990. The external mechanisms responsible for morphological variability in recent ostracods: seasonality and biotope situation: an example from lake Titicaca. *In*: WHATLEY, R. C. & MAYBURY, C. (eds.). *Ostracoda and global events*. Cambridge: Chapman and Hall, p. 331-340.

CARMO, D. A.; WHATLEY, R. C.; NETO, J. V. Q. & COIMBRA, J. C. 2008. On the validity of two lower Cretaceous non-marine ostracode genera: biostratigraphic and paleoceanographic implications. *Journal of Paleontology*, *82*(4): 790-799.

CARREÑO, A. L.; COIMBRA, J. C. & CARMO, D. A. 1999. Late Cenozoic sea level changes evidenced by ostracodes in the Pelotas Basin, southernmost Brazil. *Marine Micropaleontology*, *37*: 117-129.

CASIER, J. G. & LETHIERS, F. 1998. The recovery of the ostracode fauna after the late Devonian mass extinction: the Devils Gate Pass section example (Nevada, USA). C. R. *Academie de Sciences Paris*, *327*: 501-507.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M. & CARREÑO, A. L. 2002. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Geobios*, *35*: 687-698.

COIMBRA, J. C.; COSTA, K. B. & FAUTH, G. 2006. Palaeoenvironmental significance of allochthonous vs. autochthonous Late Quaternary ostracodes from Imaruí lagoon and D'Una river, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(3): 295-302.

COIMBRA, J. C.; PINTO, I. D.; WÜRDIG, N. L. & CARMO, D. A. 1999. Zoogeography of Holocene Podocopina (Ostracoda) from the Brazilian equatorial shelf. *Marine Micropaleontology*, *37*: 365-379.

DELÍCIO, M. P.; COIMBRA, J. C. & CARREÑO, A. L. 2000. Cretaceous marine Ostracoda from the Potiguar basin, Northeastern Brazil. *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhteilung*, *215*(3): 321-345.

FAUTH, G. 2002. Paleobiogeography of the upper Cretaceous to lower Tertiary marine ostracodes from the Atlantic Ocean. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *4*: 65-71.

FAUTH, G.; COLIN, J. P.; KOUTSOUKOS, E. A. M. & BENGSON, P. 2005. Cretaceous-Tertiary boundary ostracodes from the Poty quarry, Pernambuco, northeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, *19*: 285-305.

GRIFFITHS, H. I. & HOLMES, J. A. 2000. *Non-marine ostracodes & Quaternary environments*. Technical Guide 8. London: Quaternary Research Association, 188 p.

HARTEN, D. van. 2000. Variable noding in *Cyprideis torosa* (Ostracoda, Crustacea): An overview, experimental results and a model from catastrophe theory. *Hydrobiologia*, *419*: 131-139.

HARTMANN, G. & PURI, H. 1974. Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda. *Mitteilungen Hamburgisches Zoologisches Musum und Institut*, *70*: 7-73.

HORNE, D. J.; COHEN, A. R. & MARTENS, K. 2002. Taxonomy, Morphology and Biology of Quaternary and living Ostracoda. *In*: HOLMES, J.A. & CHIVAS, A.R. (eds.). *The Ostracoda: applications in Quaternary Research*, p. 5-36.

KESLING, R. V. 1951. The morphology of ostracod molt stages. *Illinois Biological Monographs*, *XXI* (1-3). Urbana: The Illinois Press, p. 1-126.

LIEBAU, A. 2005. A revised classification of the higher *taxa* of the Ostracoda (Crustacea). *Hydrobiologia*, *538*: 115-137.

MARTENS, K. & HORNE, D. J. 2000. Ostracoda and the four pillars of evolutionary wisdom. *In*: HORNE, D. J. & MARTENS, K. (eds.). *Evolutionary Biology and Ecology of Ostracoda*. London: Kluwer Academic Publishers, p. vii-xi.

MAZZINI, I. 2005. Taxonomy, biogeography and ecology of Quaternary benthic Ostracoda (Crustacea) from circumpolar deep water of the Emerald Basin (Southern Ocean) and the S Tasman Rise (Tasman Sea). *Senckenbergiana maritima*, *35*(1): 1-119.

MEISCH, C. 2007. On the origin of the putative furca of the Ostracoda (Crustacea). *Hydrobiologia*, *585*: 181-200.

NICOLAIDIS, D. D. 2008. *Ostracodes de águas profundas do Pleistoceno/Holoceno da Bacia de Campos: isótopos estáveis de oxigênio vs. mudanças faunísticas*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 66 p.

PINTO, I. D. & PURPER, I. 1986. A devonian ostracode from Ponta Grossa formation, Paraná Basin, Brazil. *Pesquisas*, *18*: 31-38.

PINTO, I. D. & SANGUINETTI, Y. T. 1962. A complete revision of the genera *Bisulcocypris* and *Theriosynoecum* (Ostracoda) with the world geographical and stratigraphical distribution (including *Metacypris*, *Elpidium*, *Gomphocythere* and *Cytheridella*). *Publicação Especial da Escola de Geologia de Porto Alegre*, *4*: 1-165.

PINTO, R. L.; ROCHA, C. E. F. & MARTENS, K. 2003. On two new species of the genus *Vestalenula* Rosseti & Martens, 1998 (Crustacea, Ostracoda, Darwinulidae) from semiterrestrial habitats in São Paulo state. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *139*(2): 305-313.

PINTO, R. L.; ROCHA, C. E. F. & MARTENS, K. 2005. On the evolution of the genus *Microdarwinula* Danielopol, 1968 (Ostracoda, Darwinulidae) with the description of a new species from semi-terrestrial habitats in São Paulo (Brazil). *Crustaceana*, *78*: 975-986.

PINTO, R. L.; ROCHA, C. E. F. & MARTENS, K. 2008. On the first terrestrial ostracod of the Superfamily Cytheroidea (Crustacea: Ostracoda): description of *Intrepidocythere ibipora* n. gen. n. sp. from the forest leaf litter in São Paulo state, Brazil. *Zootaxa*, *1828*: 29-42.

SCOTT, H. W. 1961. Shell Morphology of Ostracoda. *In*: MOORE, R. C. & PITRAT, C. W. (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, part Q, Arthropoda 3, Crustacea, Ostracoda*. Lawrence: Geological Society of America and University of Kansas Press, p. 21-37.

SOHN, I. G. 1996. Possible passive distribution of ostracodes by high-altitude winds. *Micropaleontology*, *42*(4): 390-391.

SOHN, I. W. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1990. Late Paleozoic ostracodes in the Corumbataí Formation, Paraná Basin, Brazil. *Journal of Paleontology*, *64*(1): 116-128.

SWANSON, K. M. 1995. Strategies for, and evolutionary implications of carapace conservation in some living, benthic, marine Ostracoda. *Senckenbergiana lethaea*, *75*: 193-213.

SYLVESTER-BRADLEY, P. & BENSON, R. 1971. Terminology for surface features in ornate ostracodes. *Lethaia*, *4*: 249-286.

TAMBAREAU, Y. 1982. Les ostracodes et l'histoire geologique de l'atlantique sud au Cretacé. *Bulletin Centre des Recherch Exploratoire Production Elf-Aquitaine*, *6*(1): 1-37.

TOMASSI, H. Z. 2009. *Taxonomia, tafonomia e paleoecologia de ostracodes (Crustacea) da Formação Corumbataí, Permiano da bacia do Paraná, estado de Goiás, Brazil*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências. Universidade de Brasília, 90 p.

TSUKAGOSHI, A. & KAMIYA, T. 1996. Heterochrony of the ostracod hingement and its significance for taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, *57*: 343-370.

TSUKAGOSHI, A. & PARKER, A. R. 2000. Trunk segmentation of some podocopine lineages in Ostracoda. *In*: HORNE, D. J. & MARTENS, K. (eds.). *Evolutionary Biology and Ecology of Ostracoda*. London: Kluwer Academic Publishers, p. 15-30.

VIANA, C. F.; GAMA JR, E. G.; SIMÕES, I. A.; MOURA, J. A.; FONSECA, J. R. & ALVES, R. J.

1971. Revisão estratigráfica da bacia do Recôncavo/Tucano. *Boletim Técnico da Petrobras*, *14*(3/4): 157-192.

VIVIERS, M. C.; KOUTSOUKOS, E. A. M.; SILVA-TELLES JR, C. A. & BENGSTON, P. 2000. Stratigraphy and bigeographic affinities of the late Aptian-Campanian ostracods of the Potiguar and Sergipe basins in northeastern Brazil. *Cretaceous Research*, *21*: 407-455.

WHATLEY, R. C. 1988. Population structure of ostracods: some general principles for the recognition of palaeoenvironments. *In*: DE DECKKER, P.; COLIN, J. P. & PEYPOUQUET, J.-P. (eds.). *Ostracoda in the Earth Sciences*. Amsterdam: Elsevier, p. 245-256.

WÜRDIG, N. L. 1983. Fresh and brackish-water ostracodes from east coast of the state of Rio Grande do Sul, Brazil. *In*: MADDOCKS, R. F. (ed.). *Applications of Ostracoda*. Houston: University of Houston Press, p. 591-604.

WÜRDIG, N. L. 1988. Distribuição espacial e temporal da comunidade de ostracodes na Lagoa Emboaba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, *2*: 701-700.

XIA, J.; ITO, E. & ENGSTROM, D. R. 1997. Geochemistry of ostracode calcite: Part I. An experimental determination of oxygen isotope fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *61*(2): 377-383.

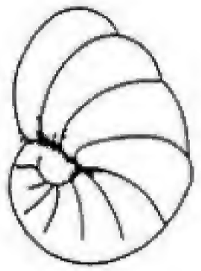
YAMADA, S. 2007. Structure and evolution of podocopan ostracod hinges. *Biological Journal of the Linnean Society*, *92*: 41-62.

YASUHARA, M. & CRONIN, T. M. 2008. Climatic influences on deep-sea ostracode (Crustacea) diversity for the last three million years. *Ecology*, *89*(11): 53-65.

3

FORAMINÍFEROS

Claudia Gutterres Vilela



Os microfósseis são restos fossilizados de organismos invisíveis a olho nu, estudados com o auxílio de uma lupa ou microscópio. Vários especialistas consideram microfósseis apenas os indivíduos estudados por inteiro com a ajuda de um recurso óptico, outros incluem fragmentos de indivíduos macroscópicos, tais como dentes, espinhos e escamas, também no grupo dos microfósseis. A primeira definição é aqui reconhecida como a mais adequada, podendo-se encontrar neste grupo alguns protistas, artrópodes, esporos e grãos de pólen. Os microfósseis são encontrados em abundância em sedimentos marinhos, lacustres ou fluviais. O que se preserva destes organismos são suas carapaças e esqueletos formados de minerais, ou revestimentos orgânicos muito endurecidos. Entre os protistas destacam-se os foraminíferos, radiolários, diatomáceas, nanofósseis e dinoflagelados. No grupo dos artrópodes estão incluídos os ostracodes e conchostráceos. Os palinomorfos são estudados na Palinologia e destacam-se por apresentar uma característica comum, apesar de pertencerem a grupos taxonômicos bem distintos: possuem um revestimento orgânico muito resistente ao ataque de ácidos. Incluem os esporos, grãos de pólen, dinoflagelados, quitinozoários e acritarcas.

A abundância e larga distribuição geográfica dos microfósseis, bem como a rápida evolução através do tempo geológico, permitem estudos bastante precisos, como a datação e correlação dos sedimentos. Para isto, determinam-se biozonas, que são caracterizadas pela ocorrência de um determinado fóssil ou grupo de fósseis em camadas de rochas sedimentares.

A determinação de paleoambientes pode ser bem detalhada com o estudo dos microfósseis. Eles indicam com precisão a profundidade, salinidade e temperatura, bem como a energia do meio, características do substrato, níveis de oxigênio e matéria orgânica, permitindo a reconstituição ambiental da área estudada.

Os microfósseis podem ser coletados em afloramentos ou em amostras de perfurações do subsolo através de testemunhadores, sendo fácil o seu manuseio e transporte. Em uma pequena amostra de sedimento pode existir um grande número de exemplares, tornando o seu estudo prático, confiável e eficaz.

Os microfósseis estudados nos próximos capítulo são protistas ou protoctistas (Margulis & Schwartz, 1988), isto é, unicelulares portadores de um núcleo individualizado (eucariotas). Os protoctistas são reconhecidos segundo o tipo de aparelho locomotor:

- foraminíferos – se locomovem através de prolongamentos citoplasmáticos ou pseudópodes, chamados de reticulópodes;

- radiolários – emitem pseudópodes finos e rígidos, chamados filópodes;
- diatomáceas – não possuem organela locomotora;
- nanofósseis – diminutas placas calcárias que constituem os cocolitoforídeos, os quais movem-se através de flagelos;
- tintinídeos e calpionelídeos – locomovem-se através de cílios.

Estes grupos de microfósseis apresentam diferenças bem pronunciadas, tais como a presença de pigmentos fotossintetizantes, que ocorrem nas diatomáceas e cocolitoforídeos, permitindo que eles realizem a fotossíntese. Diferenciam-se ainda pelos constituintes minerais de suas carapaças ou esqueletos. Neste capítulo serão abordados os foraminíferos.

Os foraminíferos são protistas bentônicos ou planctônicos que surgiram no Cambriano, portanto há cerca de 570 milhões de anos, e vivem até o Recente, sobretudo em ambientes marinhos. Possuem uma carapaça ou teca de forma variada, composta por carbonato de cálcio, aglutinada por partículas do sedimento em que vivem ou, mais raramente, orgânica ou silicosa. A teca é formada por uma ou várias **câmaras** que se intercomunicam através de uma ou mais aberturas, chamadas de **forâmen**.

Os foraminíferos bentônicos podem ser fixos ao substrato (sésseis) ou móveis (vágeis); epifaunais (vivem sobre os sedimentos) ou infaunais (vivem dentro dos sedimentos). Os móveis movimentam-se com a emissão dos reticulópodes. Estes são finos e anastomosados, apresentando uma textura granular. Para a sua alimentação, os foraminíferos emitem os reticulópodes para fora da carapaça formando uma rede para a captura de partículas de matéria orgânica, diatomáceas ou outros pequenos organismos. O alimento é absorvido através de correntes de protoplasma até o interior da teca. Para a excreção, o processo é inverso (Boersma, 1978). Os planctônicos podem migrar pela coluna d'água, provavelmente através de variações no conteúdo gasoso do seu protoplasma.

A reprodução dos foraminíferos pode ser assexual ou sexual, sendo que a assexual está sempre presente, e a sexual pode ocorrer ou não. Havendo os dois modos de reprodução, temos uma alternância de gerações assexual e sexual. Na fase assexual há a simples divisão de um indivíduo em vários. Estes crescem e os adultos, na fase sexual, produzem gametas biflagelados, que se unem aos pares formando um ovo ou zigoto. O zigoto cresce originando um indivíduo que vai se reproduzir assexualmente, fechando-se o ciclo (figura 3.1).

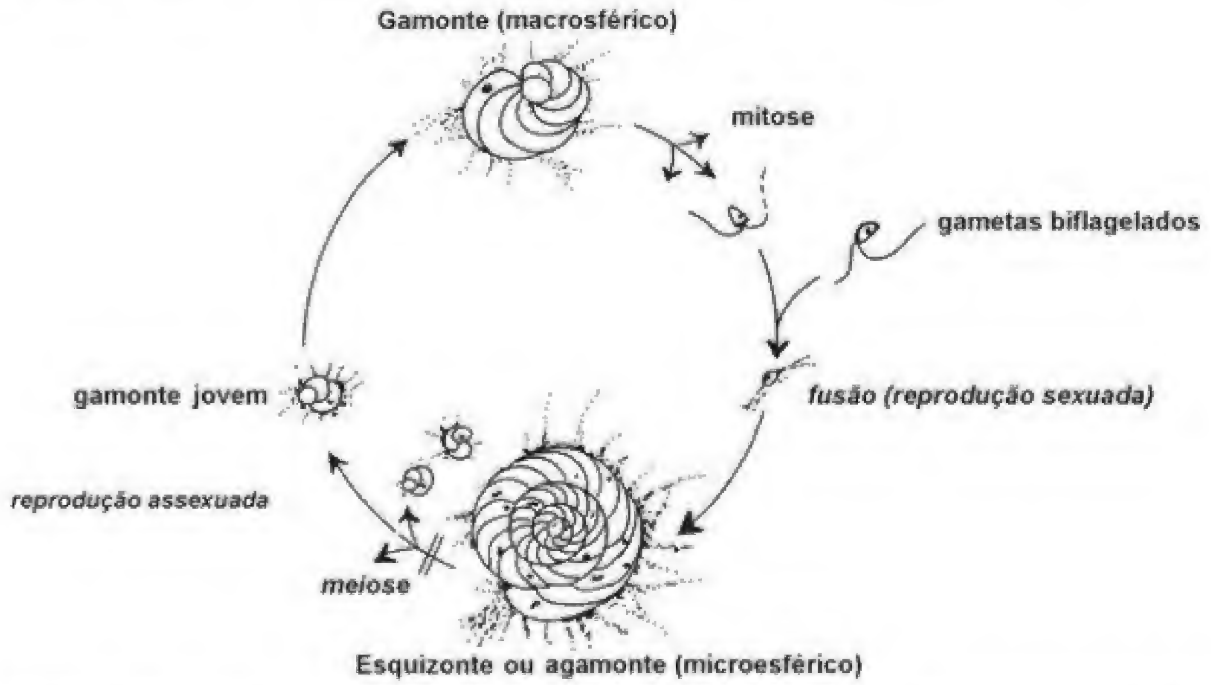


Figura 3.1 Reprodução dos foraminíferos: alternância de gerações sexual (forma macrosférica, prolóculo grande, menor número de câmaras) e assexual (forma microsférica, prolóculo pequeno, maior número de câmaras). Prolóculo: primeira câmara (modificado de Brasier, 1980).

Para o seu crescimento, os foraminíferos projetam uma parte do citoplasma para fora da última câmara através da abertura, como um molde onde se dará a adição de minerais para a formação da nova câmara. Este processo já foi acompanhado em laboratório, completando-se em quatro horas (Boersma, 1978).

Muitas vezes o crescimento da teca é feito em vários estágios que apresentam variações no enrolamento ou disposição das câmaras. Neste caso, formas jovens ou neânicas são bem diferentes de formas adultas (figura 3.2).

Pode-se observar a vital importância dos pseudópodes para os foraminíferos, não só para locomoção ou fixação, mas também para a alimentação, construção de sua teca e proteção. Através deles os foraminíferos interagem com o meio (Goldstein, 1999).

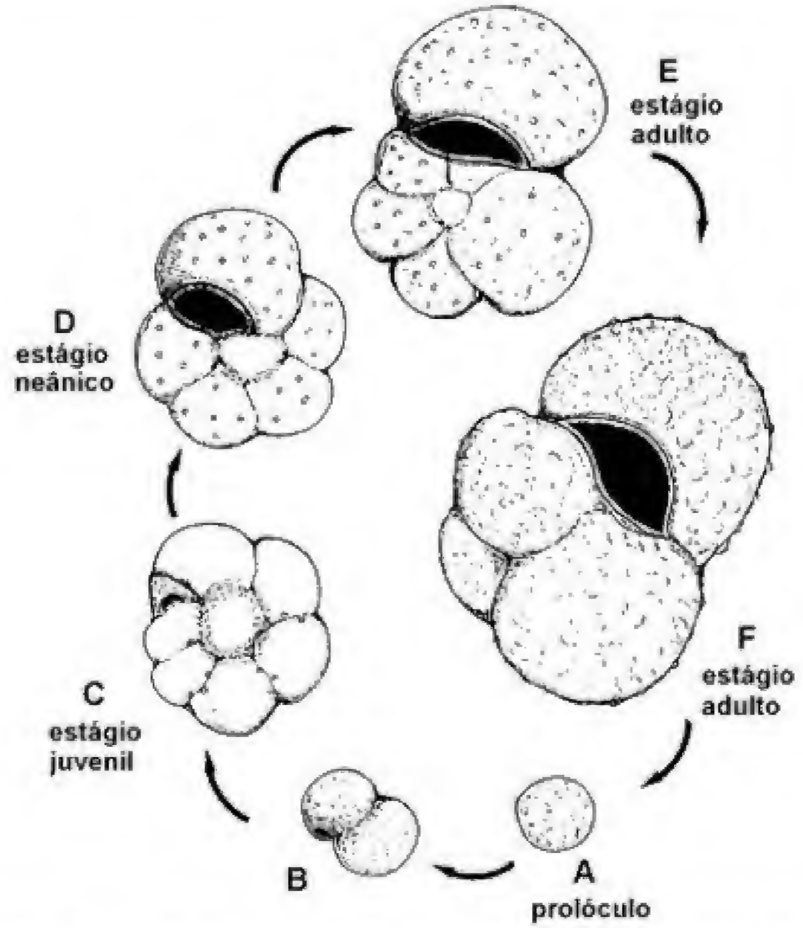


Figura 3.2 Ontogenia de um foraminífero planctônico: (A) Prolóculo. (B) Adição da segunda câmara. (C) Estágio juvenil, câmaras de mesmo tamanho e enrolamento espiral. (D) Estágio neânico, aumento de tamanho das últimas câmaras, deslocamento da posição da abertura. (E e F) Estágios adultos, câmaras muito grandes, e paredes bem calcificadas e ornamentadas (modificado de Lee *et alii*, 1991).

Composição e Morfologia

As tecas da grande maioria dos foraminíferos podem ser aglutinantes ou formadas por carbonato de cálcio, isto é, calcárias.

a) Aglutinantes (aglutinadas ou arenosas)

Podem aglutinar partículas variadas como grãos de areia, fragmentos calcários de outras carapaças ou conchas, e espículas de esponja, que são cimentadas sobre uma camada orgânica (figura 3.3).

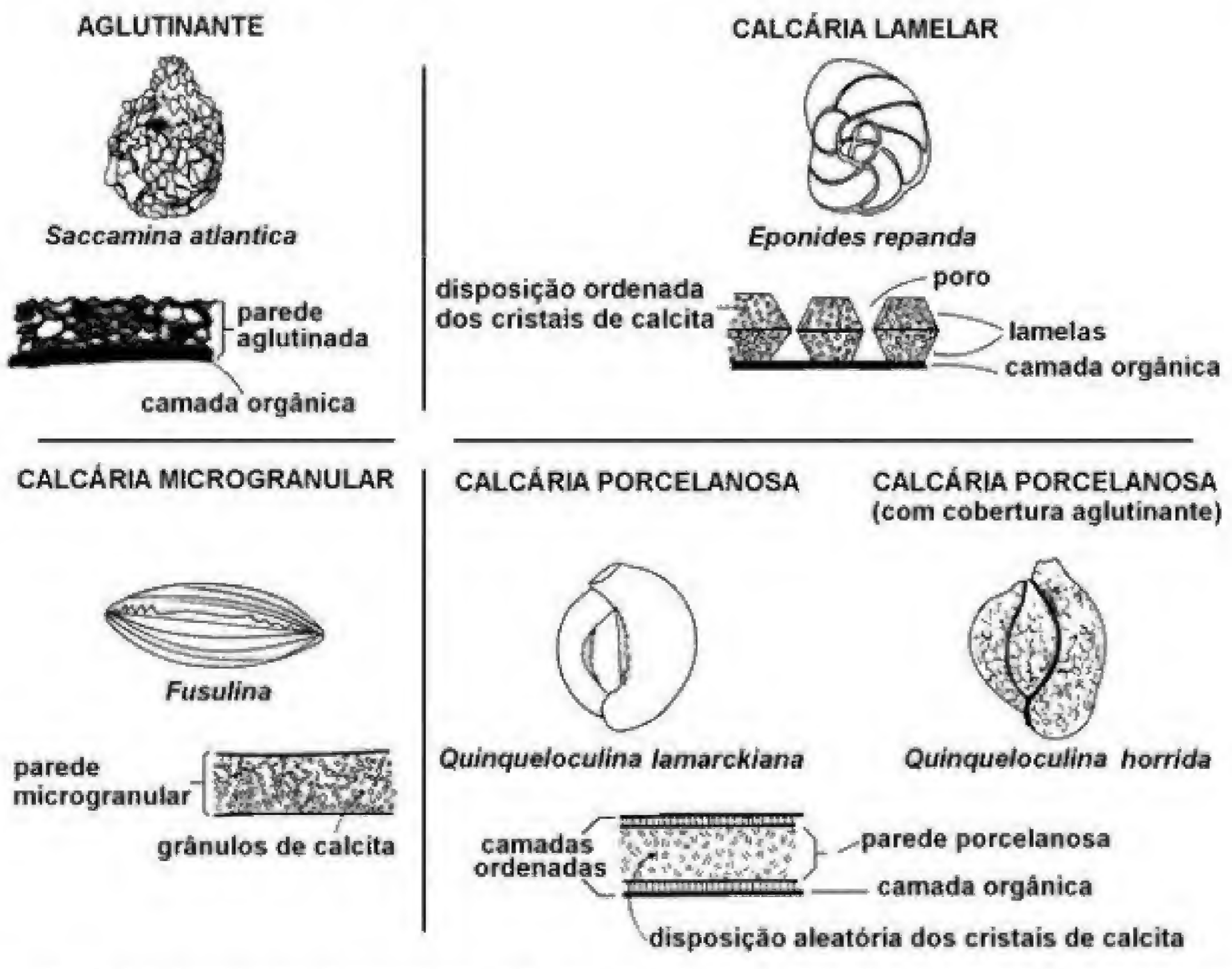

AGLUTINANTE
Saccamina atlantica
parede aglutinada
camada orgânica
CALCÁRIA LAMELAR
Eponides repanda
disposição ordenada dos cristais de calcita
poro
lamelas
camada orgânica
CALCÁRIA MICROGRANULAR
Fusulina
parede microgranular
grânulos de calcita
CALCÁRIA PORCELANOSA
Quinqueloculina lamarckiana
CALCÁRIA PORCELANOSA (com cobertura aglutinante)
Quinqueloculina horrida
camadas ordenadas
parede porcelanosa
camada orgânica
disposição aleatória dos cristais de calcita

Figura 3.3 Constituição da teca de foraminíferos; estrutura interna das paredes (modificado de Brasier, 1980; Vilela, 1993).

b) Calcárias

São as mais comuns, formadas de minerais de carbonato de cálcio (principalmente calcita). Conforme a disposição dos cristais de calcita, as tecas calcárias podem ser microgranulares, lamelares ou porcelanosas (figura 3.3). Frequentemente, nas carapaças lamelares, a disposição orientada dos cristais de calcita (de maneira perpendicular à curvatura da teca) produz uma aparência hialina ou translúcida que, no entanto, pode ser mascarada pela presença de poros e ornamentos. Nas carapaças porcelanosas, os cristais de calcita possuem uma disposição aleatória, produzindo uma aparência de porcelana ou leitosa. Os foraminíferos do início do Paleozoico possuíam apenas tecas aglutinantes. Mais tarde, durante o Paleozoico, surgiram as tecas microgranulares, características da extinta ordem Fusulinida, que podem ser consideradas como um elo entre os aglutinantes e os calcários lamelares ou porcelanosos (Boersma, 1978).

As carapaças dos foraminíferos podem ter inúmeras formas e apresentar vários elementos. As câmaras são limitadas por linhas de sutura. As aberturas podem ser simples ou múltiplas, através das quais ocorre a comunicação do organismo com o meio, servindo para alimentação, trocas gasosas e locomoção (figuras 3.4 e 3.5).

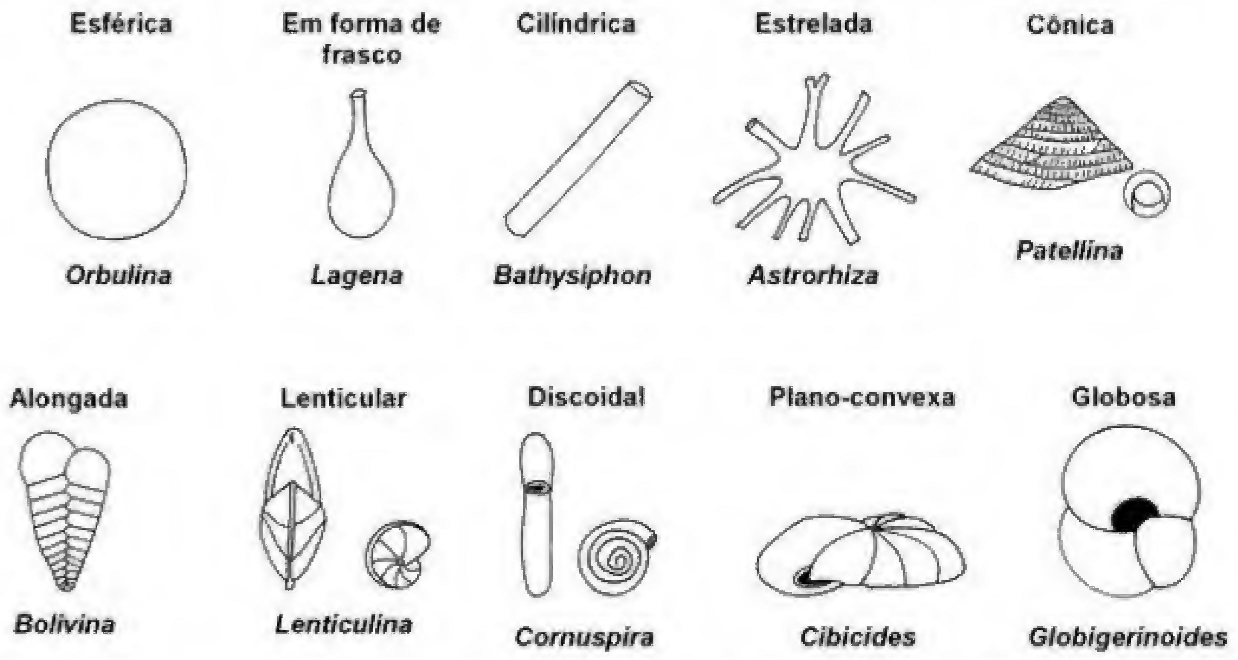

Esférica
Orbulina
Em forma de frasco
Lagena
Cilíndrica
Bathysiphon
Estrelada
Astrorhiza
Cônica
Patellina
Alongada
Bolivina
Lenticular
Lenticulina
Discoidal
Cornuspira
Plano-convexa
Cibicides
Globosa
Globigerinoides

Figura 3.4 Algumas formas da teca de foraminíferos (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

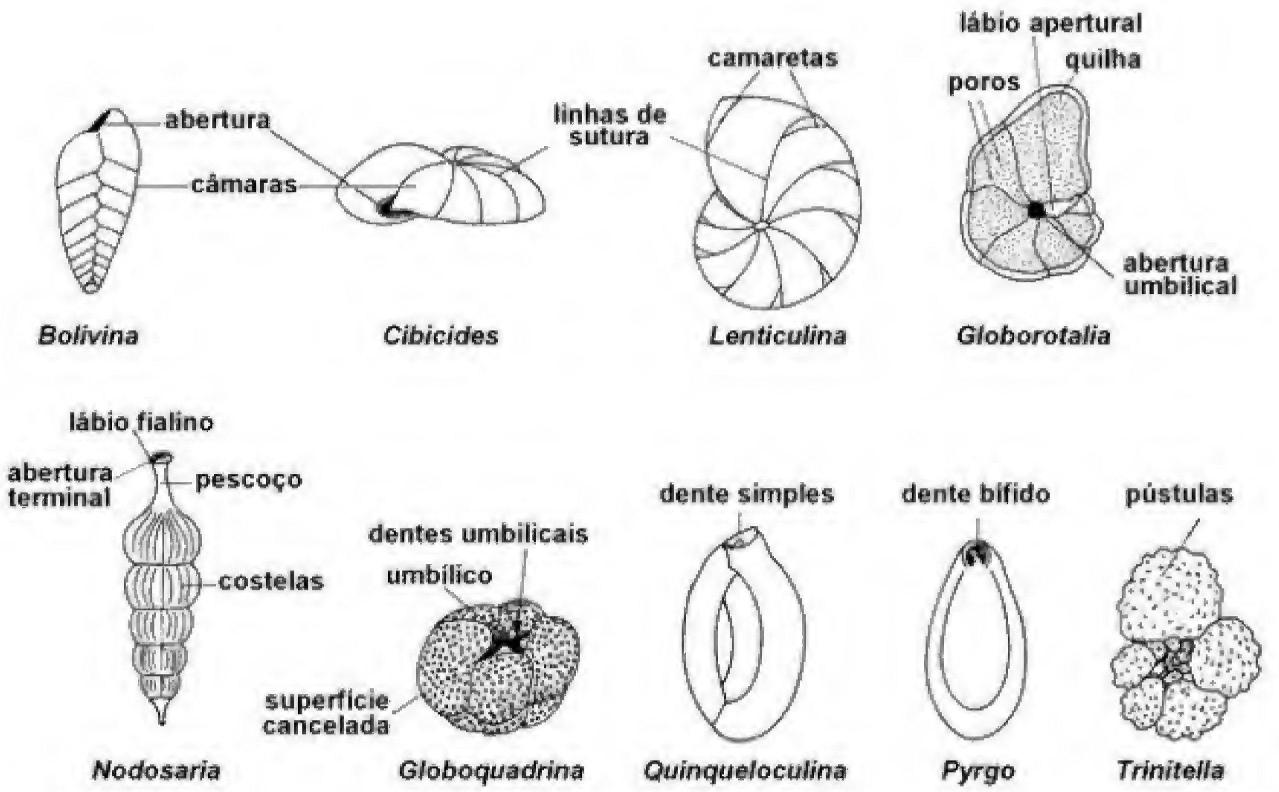

abertura
câmaras
Bolivina
Cibicides
linhas de sutura
camaretas
Lenticulina
lábio apertural
quilha
poros
abertura umbilical
Globorotalia
lábio fialino
abertura terminal
pescoço
costelas
Nodosaria
dentes umbilicais
umbílico
superfície cancelada
Globoquadrina
dente simples
Quinqueloculina
dente bífido
Pyrgo
pústulas
Trinitella

Figura 3.5 Elementos principais da teca de foraminíferos: câmaras, camaretas, linhas de sutura, abertura, umbílico. Ornamentos: quilhas, poros, costelas, pústulas. Estruturas da abertura: lábios apertural e fialino; dentes umbilicais, simples e bífido (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

Segundo o número de câmaras, as tecas podem ser uniloculares, com uma só câmara, ou pluriloculares, com mais de uma câmara. Os foraminíferos pluriloculares podem ser retos ou enrolados, sendo que cada um dos tipos acima apresenta subdivisões (figura 3.6).

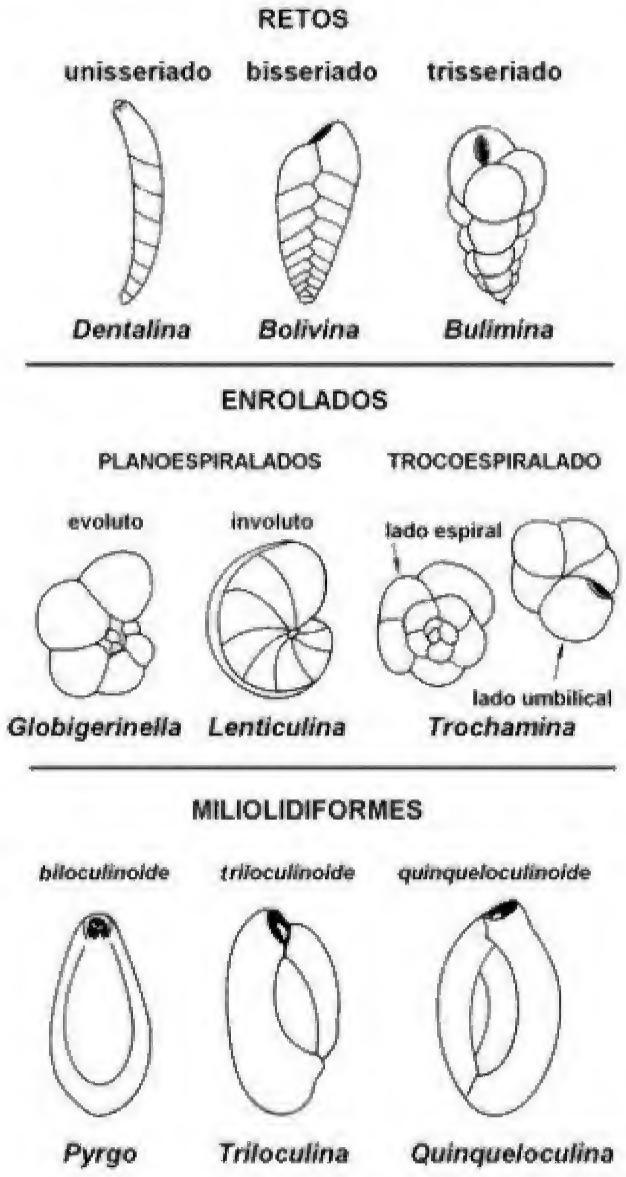

RETOS
unisseriado
bisseriado
trisseriado
Dentalina
Bolivina
Bulimina
ENROLADOS
PLANOESPIRALADOS
TROCOESPIRALADO
evoluto
involuto
lado espiral
lado umbilical
Globigerinella
Lenticulina
Trochamina
MILIOLIDIFORMES
biloculinoide
triloculinoide
quinqueloculinoide
Pyrgo
Triloculina
Quinqueloculina

Figura 3.6 Tipos de enrolamento das câmaras de foraminíferos pluriloculares. No enrolamento planoespiralado evoluto todas as câmaras são visíveis, no involuto apenas a última volta do enrolamento é visível. O enrolamento miliolidiforme é feito segundo planos de enrolamento que formam ângulos entre as câmaras (modificado de Boltovskoy & Wright, 1976).

Classificação

A classificação aqui adotada está descrita em Sen Gupta (1999). Os foraminíferos são protoctistas reunidos na classe Foraminifera. Esta classe inclui várias ordens que se distinguem, basicamente, por diferenças nos constituintes da teca, além de outras características como o hábito bentônico ou planctônico, o tipo de enrolamento das câmaras e a ocorrência no tempo geológico (Loeblich & Tappan, 1988).

A variedade de formas e estruturas da teca em geral e dos seus elementos torna a classificação dos foraminíferos muito complexa mas, ao mesmo tempo, facilita a distinção dos *taxa*. Para a determinação das famílias, gêneros e espécies leva-se em conta, por exemplo, o número e o formato das câmaras, as linhas de sutura, a forma, número e posição da(s) abertura(s) e os tipos de ornamentos.

Algumas dificuldades na sistemática dos foraminíferos podem surgir, como os estágios de crescimento da teca. Deste modo, formas jovens ou neânicas muitas vezes são bem diferentes de formas adultas, causando classificações em espécies distintas para estas formas (figura 3.2). A sinonímia, isto é, a denominação de várias espécies diferentes quando, na realidade, temos apenas uma, é um problema que deve ser considerado por todo pesquisador. Ao se "criar" uma espécie nova, o pesquisador atualmente deve realizar uma revisão exaustiva e minuciosa em busca de classificações já existentes. O trabalho de se esclarecer sinonímias deve tornar-se mais importante que a determinação de novas espécies.

Abaixo relacionam-se as ordens mais numerosas, descritas de modo bem resumido.

Entre os aglutinantes citamos as seguintes ordens:

A. Ordem Textulariida

B. Ordem Lituolida

C. Ordem Trochamminida

Os foraminíferos aglutinantes surgiram no Cambriano e existem até o Holoceno, englobando desde formas aglutinantes simples e uniloculares, tubulares ou ramificadas até seres mais complexos, trocoespiralados (figura 3.7).

Entre os calcários citamos:

D. Ordem Miliolida
(Carbonífero–Recente)

Possuem paredes porcelanosas, e a maioria apresenta enrolamento miliolidiforme (figura 3.7).

E. Ordem Fusulinida
(Ordoviciano–Triássico)

Esta ordem possui importantes fósseis-guia durante o Paleozoico, principalmente no Carbonífero e no Permiano, em todos os continentes, exceto na Austrália e Antártida. Reúne foraminíferos bentônicos com tecas microgranulares que apresentam um enrolamento característico, formado por câmaras divididas em camaretas (figura 3.8).

No Brasil, na Formação Itaituba, Carbonífero da Bacia do Amazonas, ocorrem os gêneros *Fusulinella* e *Millerella*, fósseis-guia que dataram com precisão estas camadas (Petri, 1952; Savini & Altiner, 1989).

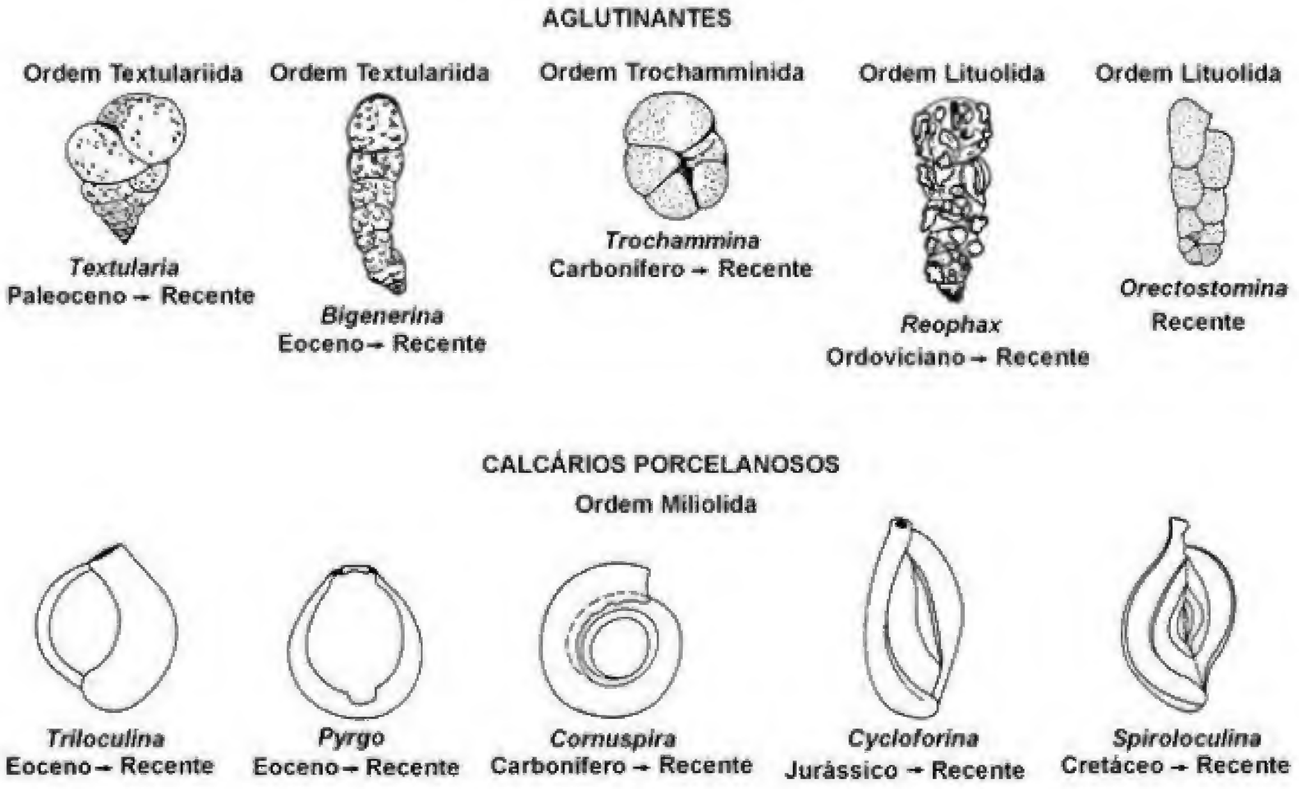

AGLUTINANTES
Ordem Textulariida
Ordem Textulariida
Ordem Trochamminida
Ordem Lituolida
Ordem Lituolida
Textularia
Paleoceno → Recente
Bigenerina
Eoceno → Recente
Trochammina
Carbonífero → Recente
Reophax
Ordoviciano → Recente
Orectostomina
Recente
CALCÁRIOS PORCELANOSOS
Ordem Miliolida
Triloculina
Eoceno → Recente
Pyrgo
Eoceno → Recente
Cornuspira
Carbonífero → Recente
Cycloforina
Jurássico → Recente
Spiroloculina
Cretáceo → Recente

Figura 3.7 Alguns gêneros de foraminíferos aglutinantes e porcelanosos (Vilela, 1993).

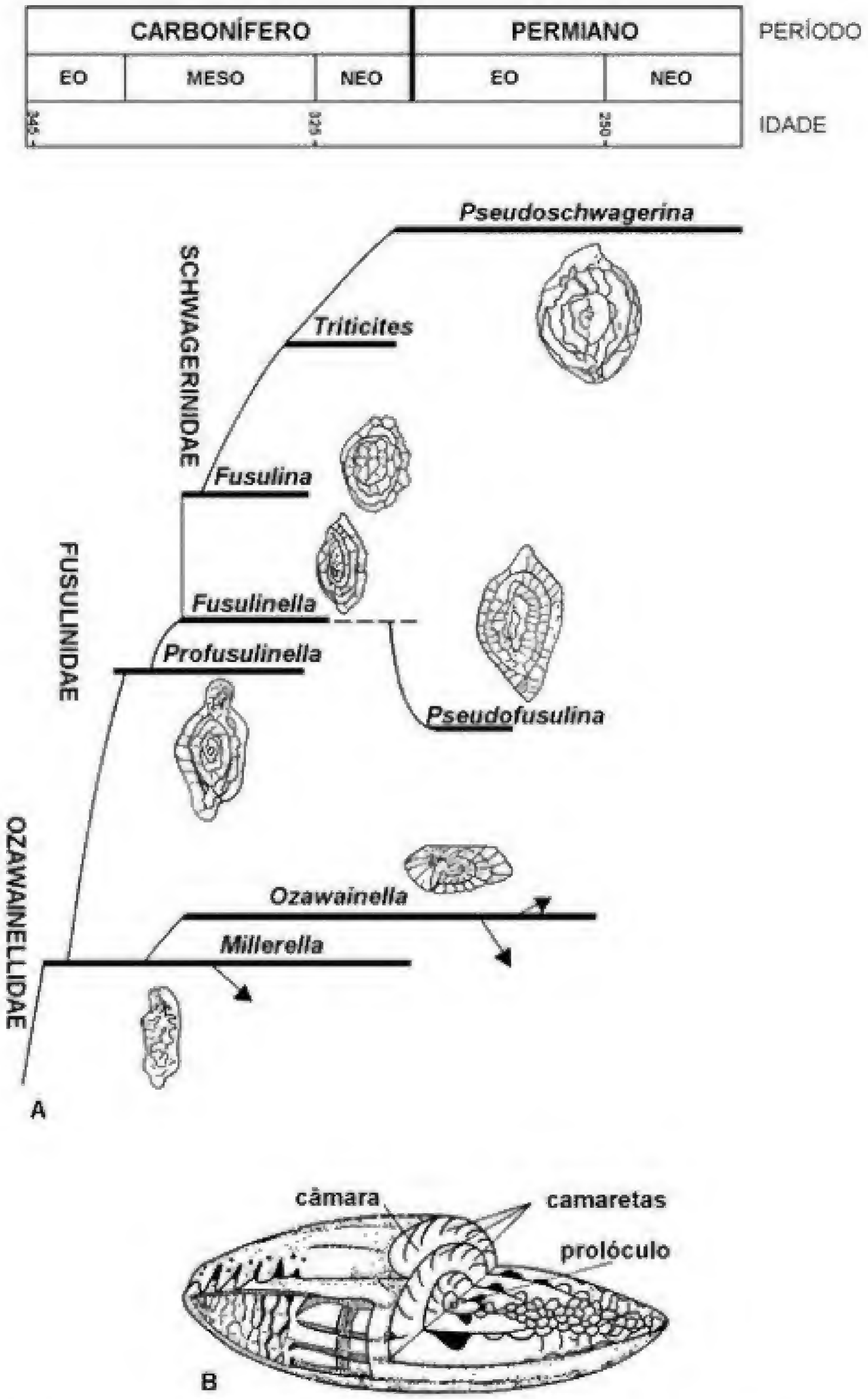


Figura 3.8 Ordem Fusulinida: (A) Relações filogenéticas de alguns gêneros de foraminíferos do Neopaleozoico (Boersma, 1978). (B) Esquema da teca, enrolamento planoespiralado fusiforme (Brasier, 1980).

F. Ordem Lagenida

G. Ordem Buliminida

H. Ordem Rotaliida

Estas ordens englobam o maior número de gêneros. Possuem tecas calcárias lamelares e morfologias as mais variadas, desde formas retas uniloculares a trocoespiraladas, com os mais diversos ornamentos (figura 3.9). Distribuem-se do Triássico ao Recente e o seu estudo tem várias aplicações na paleoecologia e também na bioestratigrafia.

O gênero *Nummulites* é encontrado a partir do Terciário, tornando-se popular por sua presença nas rochas calcárias utilizadas na construção das antigas pirâmides do Egito. Como eram muito grandes (centimétricos), foram confundidos com "lentilhas petrificadas", que teriam servido de alimento aos escravos.

No Brasil, na Formação Pirabas, Mioceno do Estado do Pará, encontra-se em abundância um macroforaminífero de até 20 mm de tamanho, da família Soritidae, também encontrado no Terciário do Caribe e do Golfo do México (Vicalvi & Ferreira, 1992).

I. Ordem Globigerinida
(Jurássico–Recente)

Reúne todos os planctônicos, que surgiram no Jurássico e se estendem até o Recente. Possuem tecas infladas (globigerinas) ou quilhadas (globorotalias), com enrolamento trocoespiralado, paredes calcárias lamelares com poros, espinhos, rugas e pústulas (figura 3.9). Sua evolução filogenética pode ser acompanhada através de linhagens ao longo do tempo geológico, sendo que nos períodos Jurássico e Cretáceo a maioria das tecas era bem diferente das atuais. Havia um grupo com tecas retas alongadas, bem como formas quilhadas e bem ornamentadas que extinguiram-se no final do Cretáceo e no Paleoceno (figura 3.10). A partir do Terciário predominaram planctônicos globosos como as globigerinas.

Distribuição Estratigráfica

Após 500 milhões de anos de evolução, resultando numerosas e independentes linhagens, existe atualmente um número considerável de formas. Os foraminíferos do início do Paleozoico eram formas simples, aglutinantes uniloculares com uma única abertura. Durante o Paleozoico, desenvolveram-se as carapaças microgranulares (ordem Fusulinida), que já apresentavam um alto grau de complexidade no enrolamento das câmaras, ao lado de aglutinantes mais complexos. Enquanto que os microgranulares extinguiram-se no Triássico, os aglutinantes existem até hoje, englobando um grande número de *taxa*. Durante o Paleozoico médio surgiram os primeiros calcários porcelanosos, pertencentes à ordem Miliolida, que se estendem até o Recente. Os calcários lamelares, que englobam várias ordens, apareceram no Permo–Triássico e ocorrem até o Recente. Todas essas formas eram bentônicas, pois os foraminíferos planctônicos (ordem Globigerinida), surgiram somente no Jurássico e vêm até o Recente (figura 3.11).

Aplicações

Os foraminíferos bentônicos são muito utilizados em datações de rochas do Paleozoico, principalmente os fusulinídeos (Ordem Fusulinidas). Com o surgimento dos planctônicos a partir do Jurássico, este grupo torna-se importante na bioestratigrafia, devido à larga distribuição geográfica das espécies e às linhagens facilmente determinadas nas camadas estratigráficas que se sucedem num pacote sedimentar. A determinação de zoneamentos bioestratigráficos (biozonas) teve um enorme desenvolvimento em todo o mundo devido às pesquisas realizadas pelas companhias de petróleo. As datações precisas, bem como as determinações paleoambientais realizadas com base nos foraminíferos, são muito úteis no reconhecimento de rochas geradoras e armazenadoras de petróleo.

> No Brasil, reconstituições paleogeográficas foram feitas com a ajuda dos foraminíferos em várias bacias costeiras como a de Sergipe-Alagoas (Koutsoukos *et alii*, 1993). Nesta bacia foram reconhecidas 16 biozonas de foraminíferos planctônicos e bentônicos durante o Cretáceo.

Em rochas do Pleistoceno, os foraminíferos planctônicos são usados para se definir o limite das glaciações. Determinam-se curvas paleoclimáticas a partir de mudanças na direção do enrolamento das tecas ou nas associações de foraminíferos adaptadas a águas quentes ou frias (Vicalvi, 1977; Rodrigues & Carvalho, 1980).

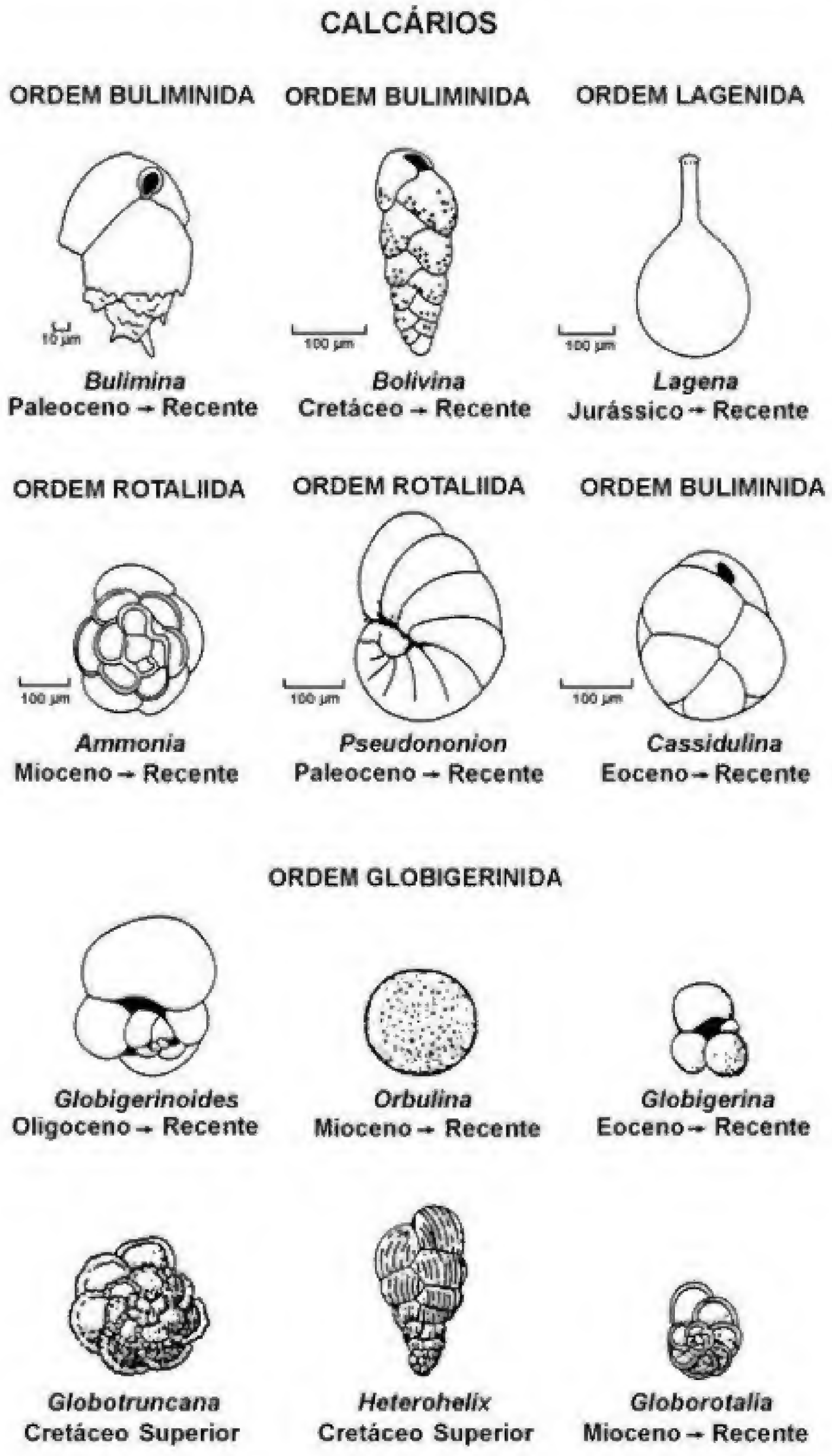

CALCÁRIOS
ORDEM BULIMINIDA
ORDEM BULIMINIDA
ORDEM LAGENIDA
10 µm
100 µm
100 µm
Bulimina
Paleoceno → Recente
Bolivina
Cretáceo → Recente
Lagena
Jurássico → Recente
ORDEM ROTALIIDA
ORDEM ROTALIIDA
ORDEM BULIMINIDA
100 µm
100 µm
100 µm
Ammonia
Mioceno → Recente
Pseudononion
Paleoceno → Recente
Cassidulina
Eoceno → Recente
ORDEM GLOBIGERINIDA
Globigerinoides
Oligoceno → Recente
Orbulina
Mioceno → Recente
Globigerina
Eoceno → Recente
Globotruncana
Cretáceo Superior
Heterohelix
Cretáceo Superior
Globorotalia
Mioceno → Recente

Figura 3.9 Alguns gêneros de foraminíferos calcários bentônicos (Vilela, 1993) e planctônicos, ordem Globigerinida (modificado de Brasier, 1980).

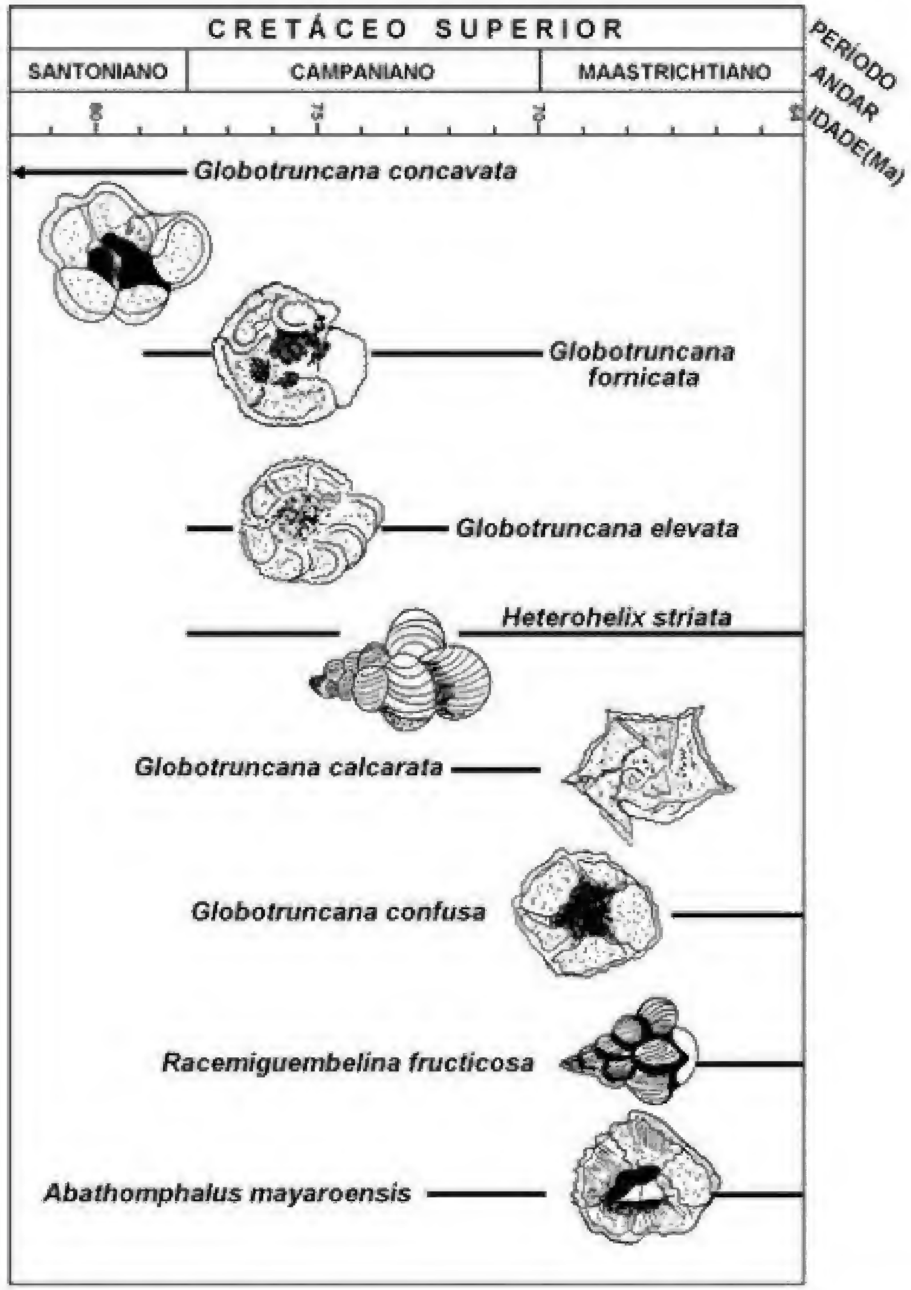


Figura 3.10 Distribuição estratigráfica de algumas espécies de foraminíferos planctônicos do Cretáceo (modificado de Boersma, 1978).

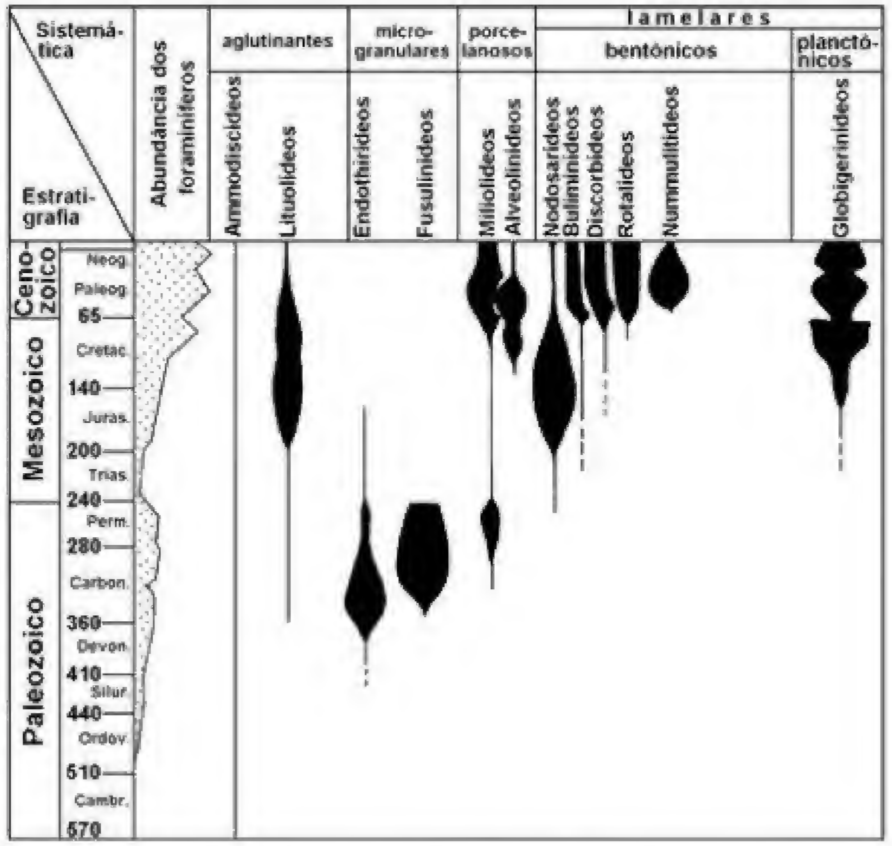


Figura 3.11 Distribuição estratigráfica de alguns grupos de foraminíferos (modificado de Bignot, 1988).

A análise da abundância de foraminíferos bentônicos e planctônicos em sedimentos do talude continental da Bacia de Campos se mostrou um método eficaz na caracterização de elementos de estratigrafia de sequências, revelando um ciclo Transgressivo – Regressivo – Transgressivo no Pleistoceno–Holoceno, segundo Sanjinés *et alii*, 2007 (figura 3.12).

O estudo da ecologia dos foraminíferos bentônicos atuais é muito importante para a determinação paleoambiental. As associações de foraminíferos são controladas pelas variações ambientais, tais como: profundidade, temperatura, salinidade, substrato, oxigênio e nutrientes (Murray, 2006). O estudo destas associações permite a criação de modelos de distribuição no Recente que podem ser adaptados a ambientes semelhantes do passado geológico (figura 3.13).

A morfologia dos foraminíferos bentônicos pode estar relacionada ao meio em que vivem, isto é, a sua posição epifaunal ou infaunal no sedimento, auxiliando na interpretação do ambiente (Corliss & Chen, 1988; Jorissen, 1999). Existe uma distribuição relacionada com níveis de oxigênio em substratos argilosos. Em sedimentos lamosos ricos em matéria orgânica os foraminíferos distribuem-se em micro-hábitats preferenciais. Formam-se associações de epifaunais, característicos de sedimentos oxigenados, na interface sedimento-água (figura 3.14A); e infaunais (que vivem dentro dos sedimentos), adaptados a baixos índices de oxigênio. A determinação destas associações permite a inferência de variações nos níveis de oxigênio em sedimentos modernos e antigos (Tyson & Pearson, 1991; Van der Zwaan & Jorissen, 1991).

Na foz do rio Amazonas, em sedimentos lamosos muito fluidos da plataforma média (37 m de profundidade), encontramos uma associação epifaunal/infaunal rasa à superfície dos sedimentos, e nenhum exemplar em camadas mais profundas dos sedimentos (figura 3.14B). Estes resultados podem estar relacionados à dinâmica sedimentar (Vilela, 1995; Vilela, 2003).

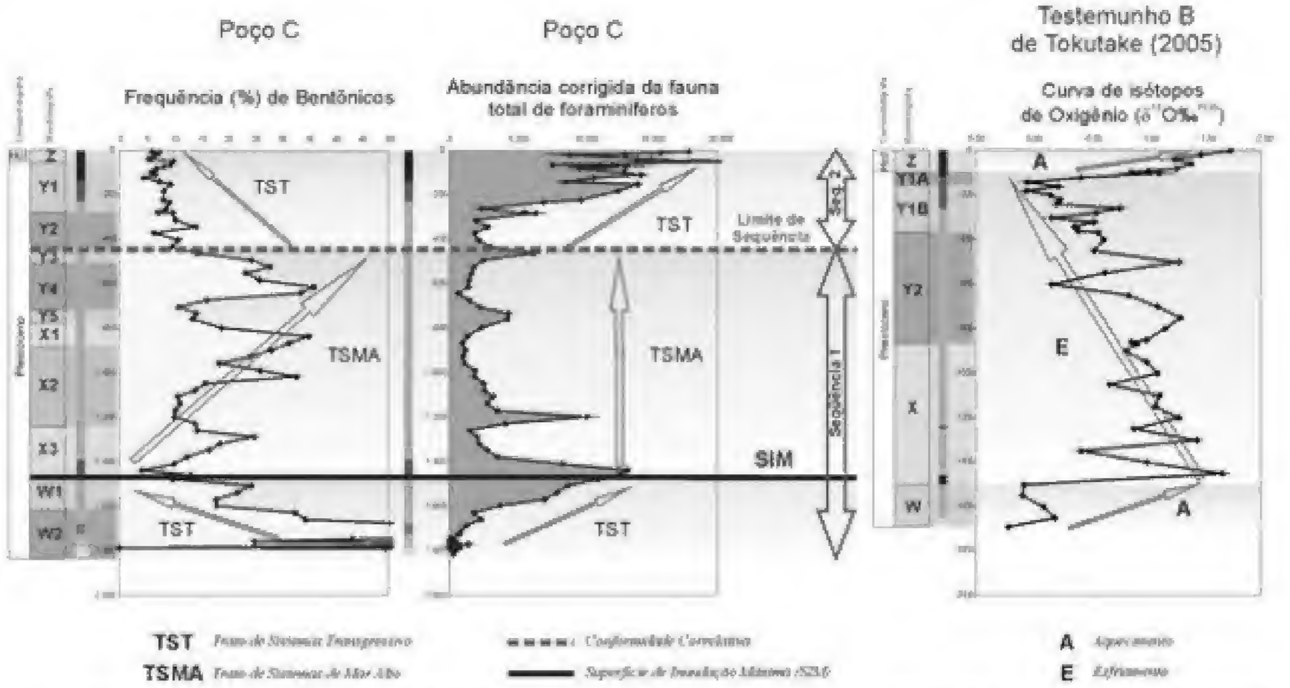


Figura 3.12 Elementos de estratigrafia de sequências em um poço no talude da Bacia de Campos. Arcabouço estratigráfico; perfil litofaciológico; frequência de bentônicos e abundância de fauna total; isótopos de oxigênio (modificado de Sanjinés *et alii*, 2007).

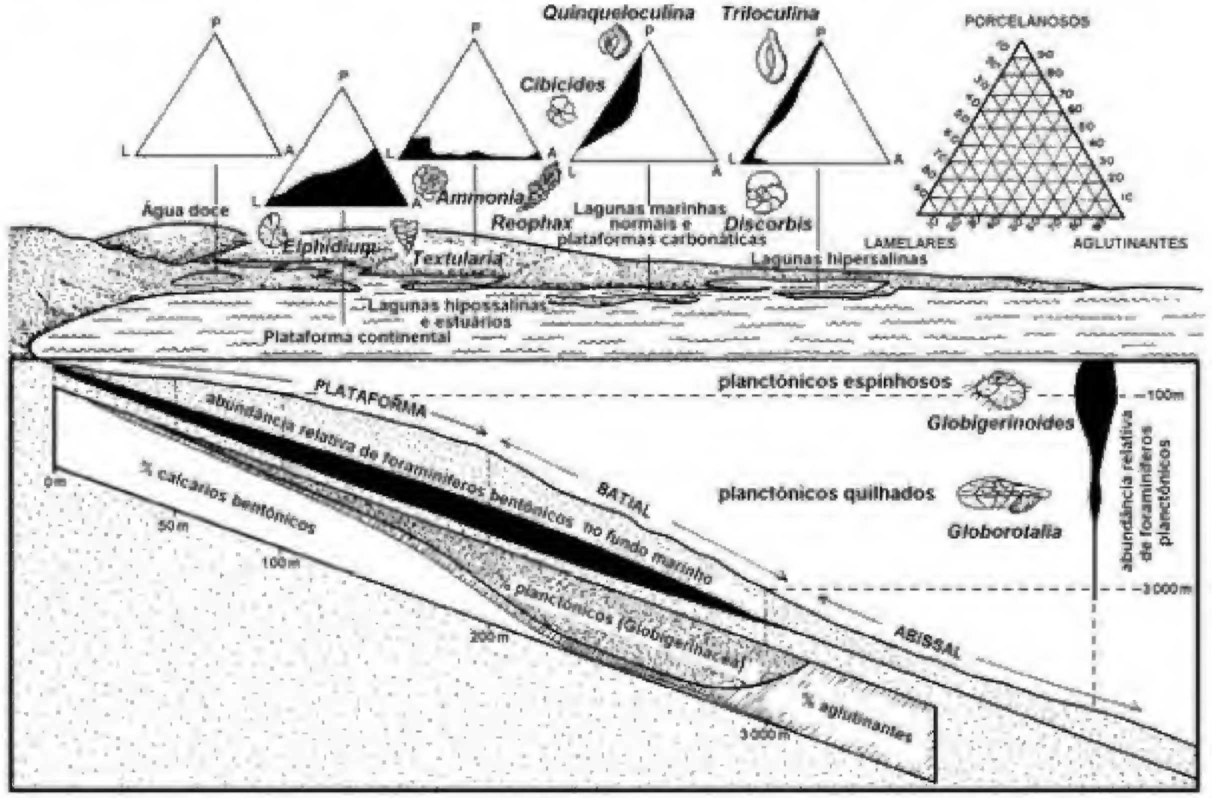

P
L
A
Quinqueloculina
Triloculina
Cibicides
PORCELANOSOS
LAMELARES
AGLUTINANTES
Água doce
Ammonia
Reophax
Elphidium
Textularia
Discorbis
Lagunas marinhas normais e plataformas carbonáticas
Lagunas hipersalinas
Lagunas hipossalinas e estuários
Plataforma continental
PLATAFORMA
BATIAL
ABISSAL
abundância relativa de foraminíferos bentônicos no fundo marinho
% calcários bentônicos
% planctônicos (Globigerinacea)
% aglutinantes
planctônicos espinhosos
Globigerinoides
planctônicos quilhados
Globorotalia
abundância relativa de foraminíferos planctônicos
0m
50m
100m
200m
3000m
100m
3000m

Figura 3.13 Diagrama ilustrativo da distribuição e abundância de foraminíferos bentônicos e planctônicos em relação à profundidade e salinidade. Diagramas triangulares: distribuição percentual das carapaças nos diversos ambientes (modificado de Brasier, 1980).

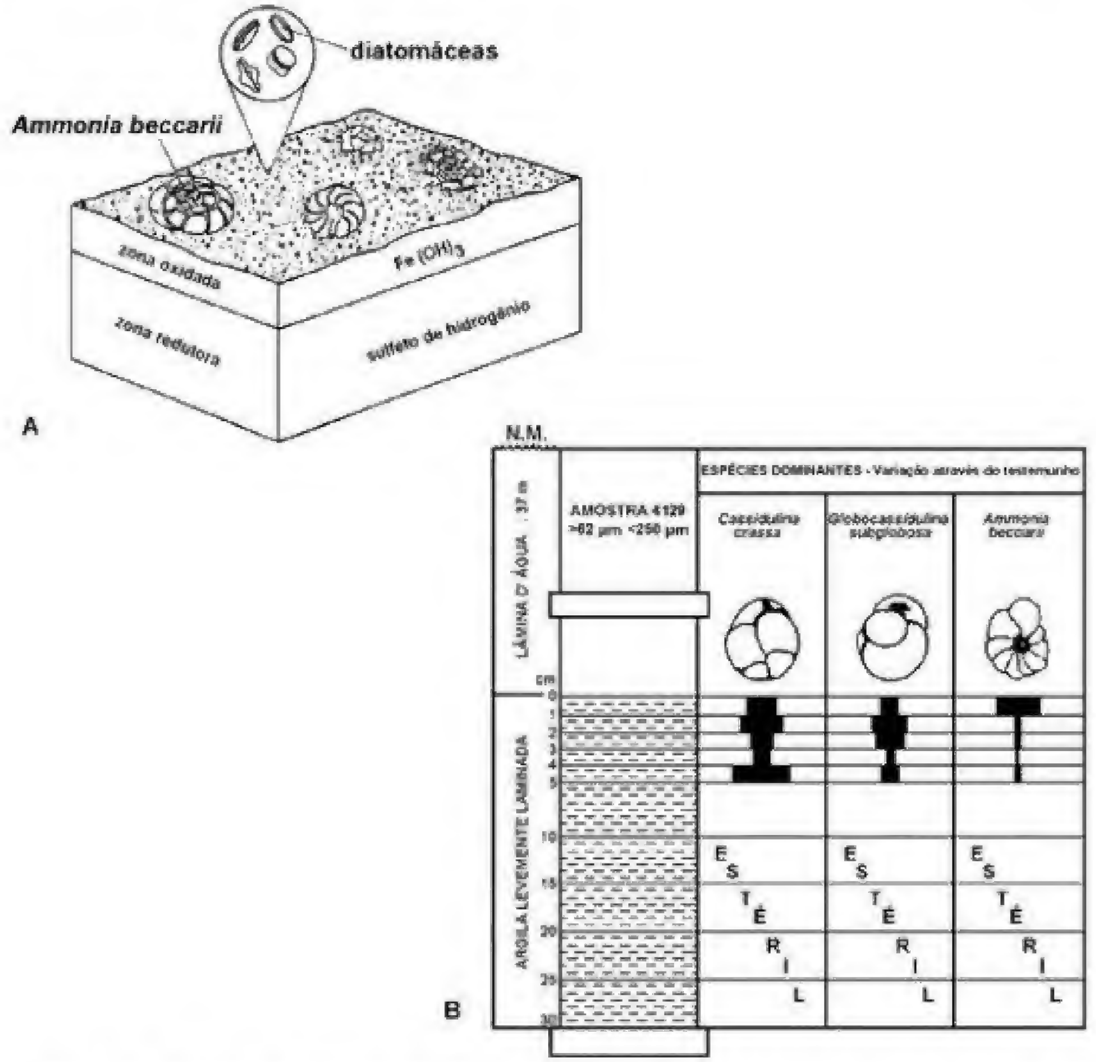

diatomáceas
Ammonia beccarii
zona oxidada
Fe(OH)3
zona redutora
sulfeto de hidrogênio
A
N.M.
ESPÉCIES DOMINANTES - Variação através do testemunho
AMOSTRA 4129 >62 µm <250 µm
Cassidulina crassa
Globocassidulina subglobosa
Ammonia beccarii
LÂMINA D' ÁGUA - 37 m
ARGILA LEVEMENTE LAMINADA
cm
0
1
2
3
4
5
10
15
20
25
30
ESTÉRIL
B

Figura 3.14 (A) *Ammonia beccarii* em seu modo de vida epifaunal alimentando-se de diatomáceas (modificado de Langer *et alii*, 1989). (B) Variação de abundância de espécies dominantes ao longo de um testemunho curto (*box-core*) na foz do Amazonas, plataforma média. N. M. = nível do mar (Vilela, 1995).

As espécies de foraminíferos planctônicos também sofrem variações em relação à profundidade, temperatura e salinidade. No fundo dos oceanos, em regiões não sujeitas ao transporte por correntes, são encontradas as **vasas** de foraminíferos planctônicos, constituídas por milhões de carapaças que se depositam, vindas da massa d'água. Muitos sedimentos marinhos carbonáticos do Paleozoico e Mesozoico formaram-se a partir de vasas.

A pesquisa de foraminíferos é um campo diverso de larga aplicabilidade na Geologia, sendo utilizada em estudos de tectônica de placas, paleoecologia, paleogeografia, sedimentologia, estratigrafia, paleoceanografia, geologia econômica e geoquímica. Outros ramos da ciência, como, por exemplo, biologia marinha, biologia molecular, biologia celular e evolução, aplicam estudos com base em foraminíferos nas suas pesquisas (Hallock, 1995).

A análise da variação das microfaunas em relação à modificação do ambiente tem uma aplicação prática em investigações de cunho ecológico, no diagnóstico e monitoramento de áreas costeiras sujeitas à poluição provocada por esgotos domésticos e industriais. Este tipo de trabalho vem sendo realizado com foraminíferos bentônicos em várias regiões do globo (Alve, 1995; Yanko *et alii*, 1999; Scott *et alii*, 2001; Vilela *et alii*, 2007).

A figura 3.15 ilustra algumas espécies de foraminíferos bentônicos da costa sudeste brasileira.

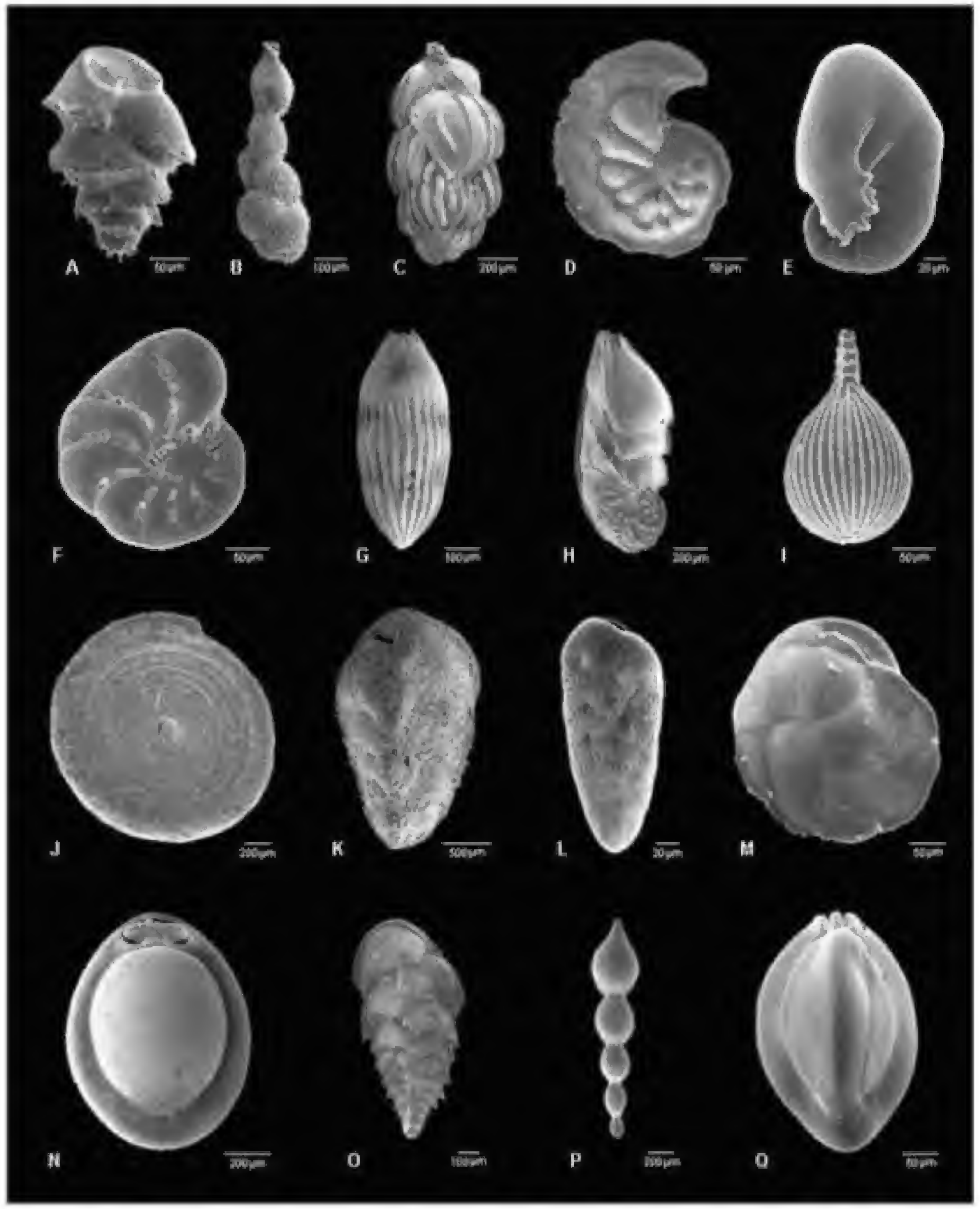

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q

Figura 3.15 Espécies de foraminíferos bentônicos do talude médio-inferior da Região Sudeste do Brasil. Fotomicrografias através de Microscópio Eletrônico de Varredura: (A) *Bulimina marginata*, Holoceno, Bacia de Campos. (B) *Neouvigerina ampullacea*, Holoceno, Bacia de Campos. (C) *Uvigerina havanensis*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (D) *Laticarinina pauperata*, Holoceno, Bacia de Campos. (E) *Nonionella pulchella*, Holoceno, Bacia de Campos. (F) *Cribroelphidium incertum*, Pleistoceno final, Bacia de Campos. (G) *Pseudonodosaria comatula*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (H) *Saracenaria palmerae*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (I) *Lagena striata*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (J) *Ammodiscoides turbinatus*, Holoceno, Bacia de Santos. (K) *Pseudogaudryina atlantica*, Holoceno, Bacia de Santos. (L) *Bolivina lowmani*, Holoceno, Bacia de Campos. (M) *Cassidulina carinata*, Holoceno, Bacia de Santos. (N) *Pyrgo inornata*, Pleistoceno final, Bacia de Santos. (O) *Brizalina alata*, Holoceno, Bacia de Campos. (P) *Nodosaria radicula*, Holoceno, Bacia de Santos. (Q) *Triloculina tricarinata*, Pleistoceno final, Bacia de Campos (modificado de Barbosa, 2002).

Referências

ALVE, E. 1995. Benthic foraminiferal responses to estuarine pollution: a review. *Journal of Foraminiferal Research*, *25*: 190-203.

BARBOSA, V. P. 2002. *Sistemática, bioestratigrafia e paleoceanografia de foraminíferos do Quaternário do talude continental das bacias de Santos e Campos*. Tese de Doutorado, Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 455 p.

BIGNOT, G. 1988. *Los Microfossiles*. Madri, Paraninfo S.A., Artes Gráficas, 284 p.

BOERSMA, A. 1978. Foraminifera. *In*: HAQ, B.U. & BOERSMA, A. (eds.). *Introduction to marine micropaleontology*. New York, Elsivier, p. 19-77.

BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R. 1976. *Recent foraminifera*. *In:* JUNK, W. (ed.). The Hague, 515 p.

BRASIER, M. D. 1980. Phylum Sarcodina – Foraminifera. *In*: *Microfossils*. Londres, Unwin Hyman, p. 90-121.

CORLISS, B. H. & CHEN, C. 1988. Morphotype patterns of Norwegian Sea deepsea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology*, *16*: 716-719.

GOLDSTEIN, S. T. 1999. Foraminifera: a biological overview. *In*: SEN GUPTA, B. K. (ed.). *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, p. 37-55.

HALLOCK, P. 1995. Promoting foraminiferal research. *Journal of Foraminiferal Research*, *25*(2): 186-187.

JORISSEN, F. 1999. Benthic foraminiferal microhábitats below the sedimentwater interface. *In*: SEN GUPTA (ed.). *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, p. 161-179.

KOUTSOUKOS, E. A. M.; DESTRO, N.; AZAMBUJA Fº, N. C. & SPADINI, A. R. 1993. Upper Aptian-Lower Coniacian carbonate sequences in the Sergipe Basin, Northeastern Brazil. *In*: SIMO, J. A. T.; SCOTT, R. W. & MASSE, J. P. (eds.). *Cretaceous carbonate platforms, AAPG Memoir 56*, Tulsa, The American Association of Petroleum Geologists, p. 127-144.

LANGER, M.; HOTTINGER, L. & HUBER, B. 1989. Functional morphology in low diverse benthic foraminiferal assemblages from tidal flats of the North Sea. *Senckenberghiana marit.*, Frankfurt, *20*(3/4): 81-99.

LEE, J. J.; FABER JR, W. W.; ANDERSON, O. R. & PAWLOWSKI, J. 1991. Lyfe-cycles of foraminifera. *In*: LEE, J. J. & ANDERSON, O. R. (eds.). *Biology of foraminifera*. Londres, Academic Press, p. 285-334.

LOEBLICH, A. R. & TAPPAN, H. 1988. *Foraminifera genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold, 970 p., 847 est.

MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 1988. Protoctista. *In*: FIVE KINGDOMS. Nova York, W. H. Freeman and Company, p. 75-149.

MURRAY, J. 2006. Ecology and applications of benthic foraminifera. Cambridge University Press, 426 p.

PETRI, S. 1952. Foraminíferos do Carbonífero da Amazônia. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, *1*(1): 30-45.

RODRIGUES, M. A. C. & CARVALHO, M. G. P. 1980, Curvas Paleoclimáticas com base em foraminíferos de testemunhos da plataforma sul-brasileira. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *52*(3): 617-625.

SANJINÉS, A. E. S.; STROHSCHOEN JR., O. & VILELA, C. G. 2007. Elementos de estratigrafia de sequências com base em foraminíferos do Pleistoceno–Holoceno. *In*: CARVALHO, I. S.; CASSAB, R. C. T.; SCHWANKE, C. *et alii* (eds.). *Paleontologia: cenários de vida*. Rio de Janeiro, Interciência Ltda., v. 2, p. 333-343.

SAVINI, R. & ALTINER, D. 1989, A fauna de fusulinídeos do poço 1-NO-1-AM (Bacia do Amazonas): implicações para um novo posicionamento cronoestratigráfico da Formação Itaituba. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, 1989, Curitiba, *Anais*, v. 1, p. 107-124.

SCOTT, D. B.; MEDIOLI, F. S. & SCHAFER, C. T. 2001. *Monitoring in coastal environments using Foraminifera and Thecamoebian indicators*. Cambridge University Press, 177 p.

SEN GUPTA, B. K. 1999. Systematics of modern Foraminifera. *In*: SEN GUPTA, B. K. (ed.). *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, p. 7-36.

TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. 1991. Modern and ancient continental shelf anoxia: an overview. *In*: TYSON, R. V. & PEARSON, T. H. (eds.). *Modern and ancient continental shelf anoxia*. Geological Society Special Publication, Londres, *58*: 1-24.

VAN DER ZWAAN, G. J. & JORISSEN, F. J. 1991. Biofacial patterns in river-induced shelf anoxia. *In*: TYSON, R.V. & PEARSON, T.H. (eds.). *Modern and ancient continental shelf anoxia*. Geological Society Special Publication, Londres, *58*: 65-82.

VICALVI, M. A. 1977. Sedimentos quaternários da plataforma continental e talude do sul do Brasil: estratigrafia e curvas paleoclimáticas. *In*: PROJETO REMAC – Evolução sedimentar holocênica da plataforma continental e do talude sul do Brasil. Rio de Janeiro, PETROBRAS, CENPES, DINTEP, 1977. p. 27-76 (Série Projeto REMAC, 2).

VICALVI, M. A. & FERREIRA, C. S. 1992. A ocorrência de um macroforaminífero (Soritidae) na Formação Pirabas (N-NE) do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *64*(1): 99.ILELA, C. G. 1995. Ecology of Quaternary benthic foraminiferal assemblages on the Amazon shelf, northern Brazil. *Geo-Marine Letters*, *15*: 199-203.

VILELA, C. G. 2003. Taphonomy of benthic foraminiferal tests of the Amazon shelf. *Journal of Foraminiferal Research*, *33*: 132-143.

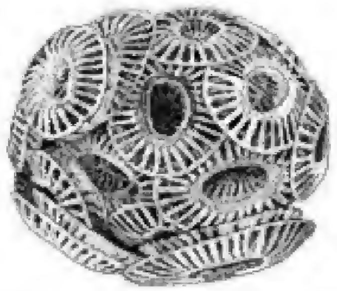
VILELA, C. G.; FIGUEIRA, B. O. & BAPTISTA NETO, J. A. 2007. Ecology and paleoecology in Guanabara Bay, Rio de Janeiro, during the last 6000 years based in benthic foraminifera assemblage variations. *In*: CARVALHO, I. S.; CASSAB, R. C. T. & SCHWANKE, C. *et alii*. *Paleontologia: cenários de vida*. Rio de Janeiro, Interciência Ltda., v. 2, p. 345-361.

YANKO, V.; ARNOLD, A. J. & PARKER, W. C. 1999. Effects of marine pollution on benthic foraminifera. *In*: SEN GUPTA, B. K. (ed.). *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, p. 217-235.

4

NANOFÓSSEIS CALCÁRIOS

Maria Dolores Wanderley



Os nanofósseis calcários foram descobertos por Ehremberg (1836) em gessos da ilha de Rugen no Mar Báltico e recebem esse nome devido ao seu pequeno tamanho (entre 0,25 e 50 μ). Correspondem a minúsculas placas calcárias, inicialmente consideradas de origem inorgânica e que posteriormente chegou-se à conclusão serem restos de esqueletos, principalmente, de protistas cocolitoforídeos.

O esqueleto completo, chamado **cocosfera**, é formado por inúmeras plaquinhas justapostas e unidas por uma substância orgânica (figura 4.1). Quando o organismo morre, esse esqueleto se desintegra, liberando as minúsculas placas que vão se acumular no fundo oceânico (Arribas, 1976). Em condições ambientais muito específicas, as plaquinhas permanecem unidas entre si após a morte do micro-organismo, e a cocosfera se preserva no registro fóssil.

Além dos cocolitoforídeos, também são encontradas placas provenientes de outros grupos orgânicos (ex.: dinoflagelados calcários) e de organismos *incertae sedis*. De um modo geral, estas placas são conhecidas como **nanolitos**, enquanto aquelas específicas dos cocolitoforídeos são chamadas **cocolitos**. Apresentam aproximadamente o mesmo tamanho e são separadas da rocha matriz pelo mesmo processo. O termo nanoplâncton calcário abrange todos os nanolitos fósseis e atuais (figura 4.2).

Os cocolitoforídeos são organismos unicelulares, fotossintéticos, biflagelados, que vivem em todos os oceanos atuais, desde os polos até o equador.

Muitas vezes, possuem uma fase bentônica, onde o organismo se reproduz por meiose, não apresenta mobilidade (se fixando ao substrato através do haptonema), é colonial ou filamentoso e seu esqueleto não apresenta cocolitos. Possuem também uma fase planctônica na qual o organismo geralmente se reproduz por mitose, é solitário, portador de cocolitos e móvel (os dois flagelos os auxiliam a obter nutrientes na zona turbulenta dos oceanos).

Podem também apresentar várias fases no ciclo vital, como, por exemplo, *Emiliania huxleyii* que possui, no mínimo, três diferentes fases (Paasche & Klaveness, 1970).

Com relação à classificação geral dos cocolitoforídeos, a maioria dos autores tende a adotar as normas estabelecidas pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica. Isto acontece por serem organismos fotossintetizantes e possuírem os pigmentos clorofila *a* e *c*, betacaroteno, fuxoxantina, diatoxantina e diadianoxantina, que dão uma coloração marrom-amarelada à célula. Estas características permitem aos botânicos classificá-los no reino Plantae juntamente às algas crisófitas. Entretanto, de acordo com a classificação de Whittaker (1969), organismos que, além das citadas características, possuem flagelos e capacidade de ingerir partículas na ausência de luz, são classificados no reino Protista.

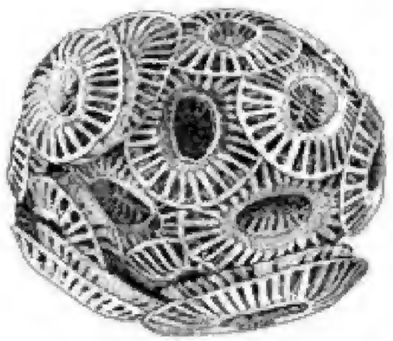


Figura 4.1 Cocosfera ao Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV).

Figura 4.2 Nanofóssil visto ao microscópio óptico. *Stoverius achyllosus.*

Morfologia

Os nanolitos são geralmente formados pela união de pequenos cristais calcíticos ou **cristalitos**, que formam uma complexa trama, visualizada apenas ao microscópio eletrônico de varredura (MEV). Da união dos cristalitos resultam as **unidades morfoestruturais básicas** de um nanolito, que podem ser reconhecidas ao microscópio óptico (MO). As unidades estruturais básicas de um nanolito variam de acordo com o tipo de nanolito. A seguir serão definidos e ilustrados os principais tipos de nanolitos de acordo com Winter & Siesser (1994), Perch-Nielsen (1985a,b) e Romein (1979). Os principais tipos de nanolitos e suas unidades estruturais básicas podem ser observados na figura 4.3.

Asterolito – nanolito de simetria radial com formato de estrela ou roseta em vista planar. Ex.: *Discoaster.*

Fasciculito – nanolito de contorno retangular ou trapezoidal em vista lateral. Ex.: *Fasciculithus.*

Heliolito – nanolito circular em vista planar de contorno serrilhado ou irregular. Ex.: *Heliolithus.*

Esfenolito – nanolito geralmente com coluna basal reduzida, sobreposta por um cone formado por ciclos básicos e por um espinho. Ex.: *Sphenolithus.*

Lopadolito – nanolito em forma de cesta, copo ou vaso, com borda alta, aberta distalmente. Ex.: *Scyphosphaera.*

Pentalito – nanolito formado por cinco cristais ou segmentos unidos para formar um pentágono. Ex.: *Braarudosphaera.*

Placolito – nanolito constituído pela justaposição de duas placas: distal (convexa) e proximal (côncava), conectadas por uma coluna central. Ex.: *Coccolithus.*

Prismatolito – nanolito poligonal sólido ou perfurado. A cocosfera comumente é preservada. Ex.: *Thoracosphaera* (dinoflagelado calcário).

Rabdolito – nanolito com uma única placa apresentando longo processo central em forma de porrete. Ex.: *Rhabdosphaera.*

Escafolito – nanolito em forma romboédrica apresentando ripas ou treliças paralelas na área central. Ex.: *Anoplosolenia.*

Caliptrolito – nanolito (holococolito) em forma de cesta aberto proximalmente. Ex.: *Homozygosphaera.*

Caneolito – nanolito disco ou bola com área central preenchida por ripas ou treliças. Ex.: *Syracosphaera.*

Ceratolito – nanolito em forma de ferradura ou fúrcula. Ex.: *Ceratolithus.*

Cribilito – nanolito em forma de disco com área central apresentando numerosas perfurações. Ex.: *Pontosphaera.*

Cirtolito – nanolito em forma de disco; convexo externamente, frequentemente com um processo central. Ex.: *Discosphaera.*

Helicolito – nanolito apresentando borda marginal sobreposta e espiralada. Ex.: *Helicosphaera.*

Muitas cocosferas mostram "dimorfismo" em algumas espécies. Por exemplo, as duas "espécies de *Scyphosphaera apsteinii* e *Pontosphaera japononica* ocorrem na mesma cocosfera.

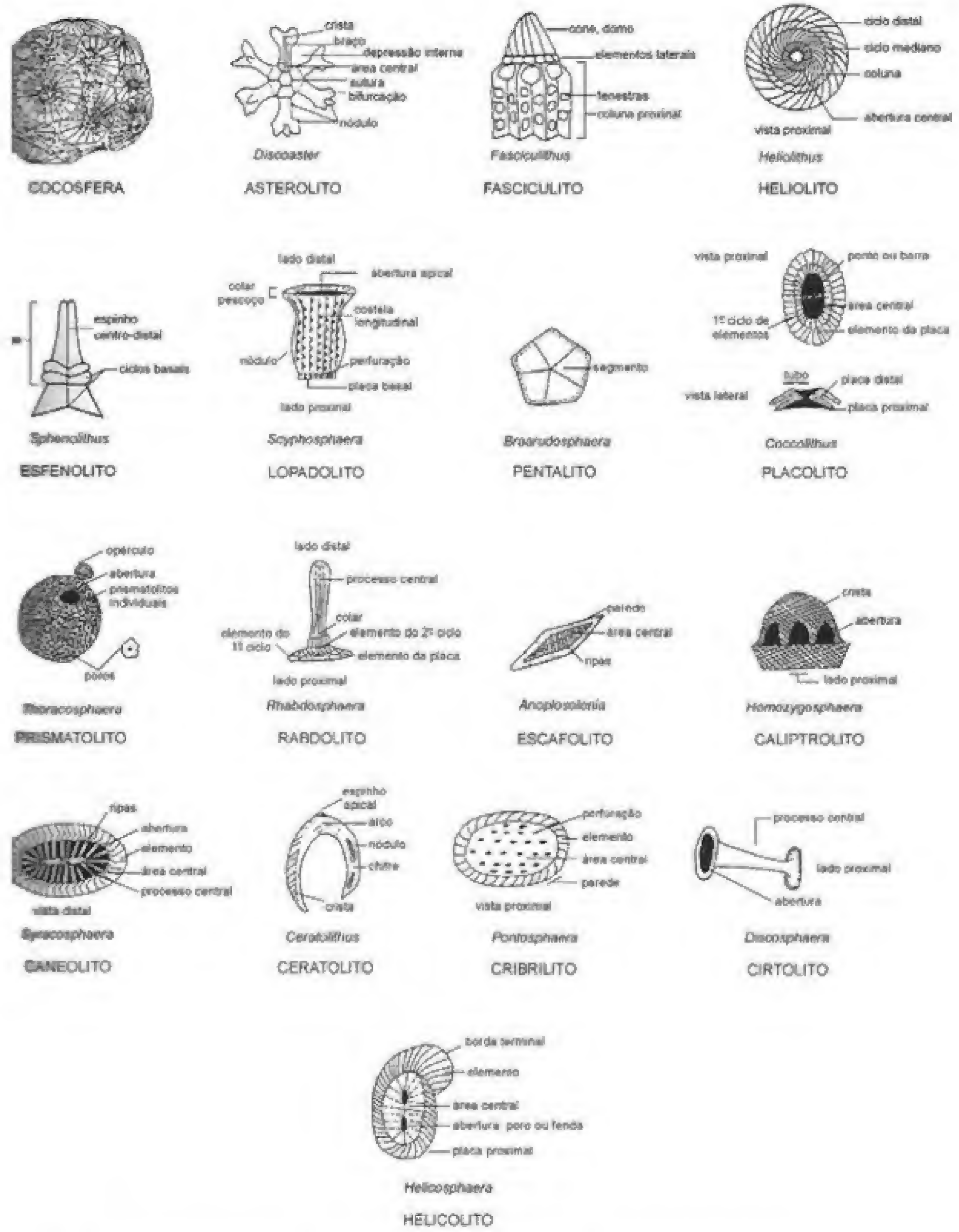

COCOSFERA
crista
braço
depressão interna
área central
sutura
bifurcação
nódulo
Discoaster
ASTEROLITO
cone, domo
elementos laterais
fenestras
coluna proximal
Fasciculithus
FASCICULITO
ciclo distal
ciclo mediano
coluna
abertura central
vista proximal
Heliolithus
HELIOLITO
espinho
centro-distal
ciclos basais
Sphenolithus
ESFENOLITO
lado distal
abertura apical
colar
pescoço
costela
longitudinal
nódulo
perfuração
placa basal
lado proximal
Scyphosphaera
LOPADOLITO
segmento
Braarudosphaera
PENTALITO
vista proximal
ponte ou barra
área central
1º ciclo de elementos
elemento da placa
tubo
placa distal
vista lateral
placa proximal
Coccolithus
PLACOLITO
opérculo
abertura
prismatolitos individuais
poros
Thoracosphaera
PRISMATOLITO
lado distal
processo central
colar
elemento do 1º ciclo
elemento do 2º ciclo
elemento da placa
lado proximal
Rhabdosphaera
RABDOLITO
parede
área central
ripas
Anoplosolenia
ESCAFOLITO
crista
abertura
lado proximal
Homozygosphaera
CALIPTROLITO
ripas
abertura
elemento
área central
processo central
vista distal
Syracosphaera
CANEOLITO
espinho apical
arco
nódulo
chifre
crista
Ceratolithus
CERATOLITO
perfuração
elemento
área central
parede
vista proximal
Pontosphaera
CRIBRILITO
processo central
lado proximal
abertura
Discosphaera
CIRTOLITO
borda terminal
elemento
área central
abertura poro ou fenda
placa proximal
Helicosphaera
HELICOLITO

Figura 4.3 Cocosfera e principais tipos de nanolitos e suas unidades estruturais básicas.

A função dos cocolitos não é ainda bem conhecida. São sugeridas funções de proteção e regulação da flutuação. As coberturas celulares podem proteger as células de choques osmóticos, químicos ou físicos, ou ainda da luz ultravioleta. Funções mais especializadas incluem: concentração de luz, e provavelmente o processo químico da calcificação pode ajudar na fotossíntese.

As equações básicas para a calcificação e a fotossíntese são:

Calcificação: $Ca_2+ + 2HCO_3- \rightarrow CaCO_3+CO_2+H_2O$

Fotossíntese: $6CO_3 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 = 6O_2$

Como o CO_2 é produzido na calcificação e é usado na fotossíntese, é possível que as duas reações estejam ligadas e que a calcificação atua como uma fonte de dióxido de carbono para a fotossíntese e poderia reduzir o custo energético da fotossíntese (Sikes *et alii*, 1980; Westbroek *et alii*, 1983 *apud* Young, 1994).

Classificação

A **classificação** sistemática dos nanolitos é geralmente realizada com base em características observáveis unicamente ao Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV). Já a **identificação** dos mesmos pode ser feita ao Microscópio Óptico (MO). Os critérios utilizados com maior frequência na classificação dos nanolitos são os seguintes: número, conformação, disposição e orientação dos cristalitos no nanolito. Para caracterização dos nanolitos no nível de família, alguns autores consideram as unidades morfoestruturais básicas e os respectivos padrões ópticos (extinção e cores de interferência). Nas definições genéricas são normalmente considerados a presença, o arranjo e a conformação das unidades morfoestruturais básicas. Nas caracterizações no nível específico são comumente utilizados critérios relativos à variação de formato e tamanho do nanolito, conformação da área central e tipo de ornamentação.

Quando observados ao microscópio óptico (MO), sob nicóis cruzados, os nanolitos apresentam largos setores exibindo cor de interferência e setores estreitos mostrando extinção. O comportamento das linhas de extinção (zonas escuras) é normalmente constante no nível de família, gênero e espécie. Por esse motivo, estudos de identificação podem ser efetuados ao MO.

A utilização de métodos taxonômicos artificiais na classificação dos nanolitos é devida, entre outros fatores, ao polimorfismo observado na cocosfera de um mesmo indivíduo e devido também à possibilidade de variações da morfoestrutura do nanolito durante sucessivos ciclos de vida do micro-organismo.

No Brasil ocorrem mais de 180 espécies de nanofósseis calcários, distribuídas nas bacias sedimentares mesozoicas e cenozoicas da margem continental brasileira e do interior do continente, desde o Albiano até o Holoceno. A maioria dessas espécies tem ampla distribuição geográfica e muitas são formas guias.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os nanofósseis calcários surgiram no **Triássico**, foram abundantes no **Cretáceo**, **Terciário** e atualmente os cocolitoforídeos são importantes habitantes, principalmente, dos oceanos, constituindo-se em produtores primários da cadeia trófica. No Brasil, se instalaram no Albiano quando o Atlântico Sul adquiriu condições de mar aberto adequadas à sobrevivência da maioria das espécies. Atualmente, as associações mais diversificadas, são de mar aberto, sendo as associações costeiras monótonas (figura 4.4).

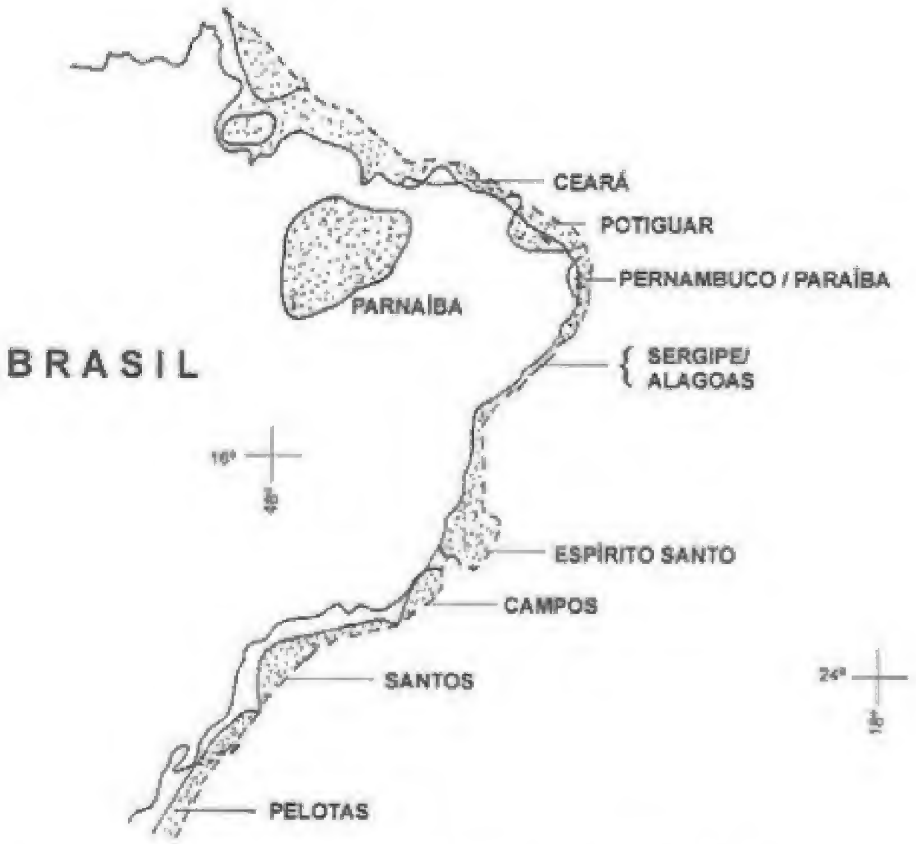
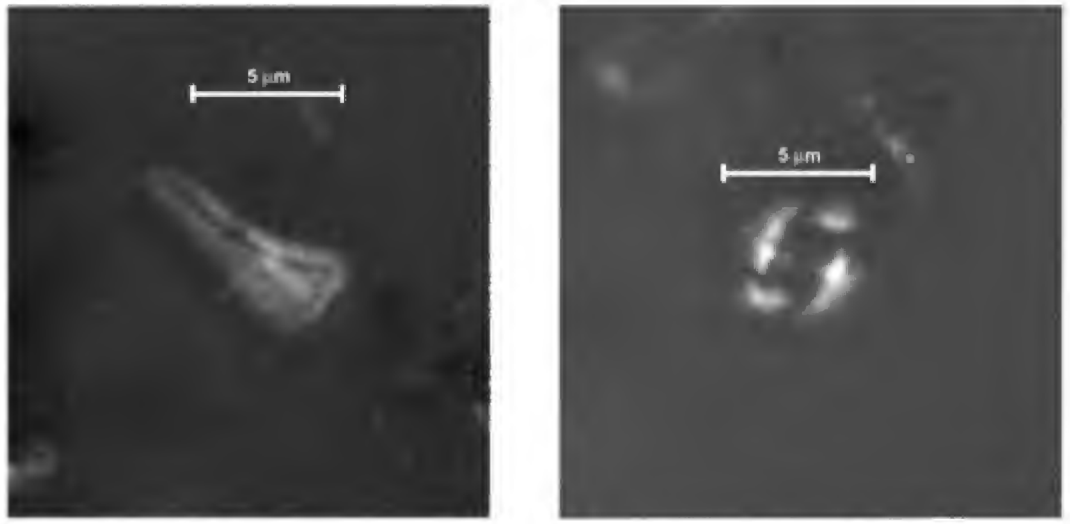


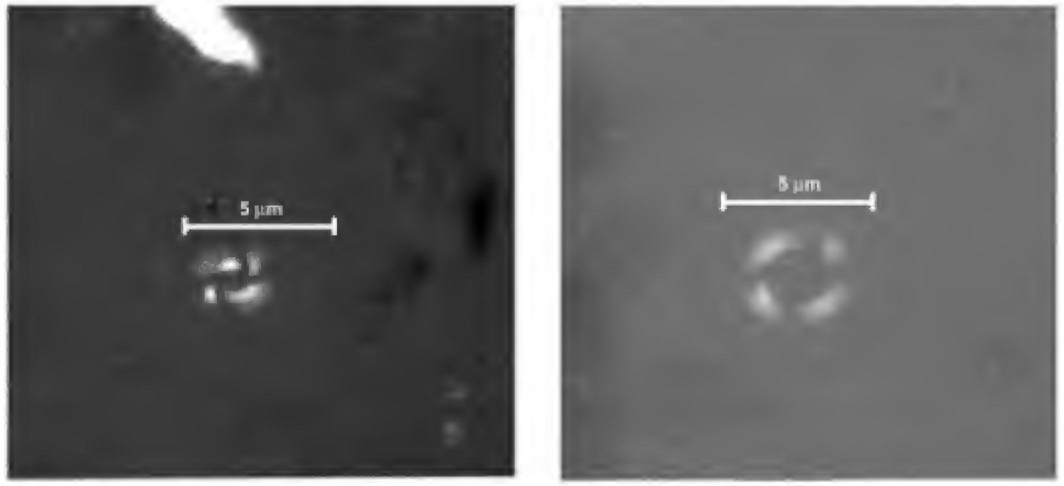
Figura 4.4 Bacias sedimentares brasileiras onde ocorrem nanofósseis calcários.

A presença de cocolitoforídeos na Baía de Guanabara (Wanderley *et alii*, 2009) parece estar relacionada aos padrões hidrodinâmicos de circulação da baía e à influência marinha costeira representada principalmente pela espécie *Gephyrocapsa oceanica*; parece haver, também, influência de águas oceânicas, evidenciada pela possível presença de *Discosphaera tubifer*, características de águas mais distais, dentro do ambiente lagunar.

Não dá para concluir se as espécies de cocolitoforídeos da Baía de Guanabara estiveram vivas, em algum momento, dentro do corpo lagunar, pois não foram feitas coletas na coluna d'água, entretanto, teoricamente, e considerando os padrões de salinidade (isoalinas) e temperatura dentro da laguna, obtidos em outras pesquisas, não fica descartada a presença de cocolitoforídeos vivos na Baía (figuras 4.5, 4.6 e 4.7).



Discosphaera tubifer *Gephyrocapsa parallela*



Gephyrocapsa oceanica *Pseudoemiliania ovata*

Figura 4.5 Algumas espécies de nanofósseis calcários encontrados na Baía de Guanabara.

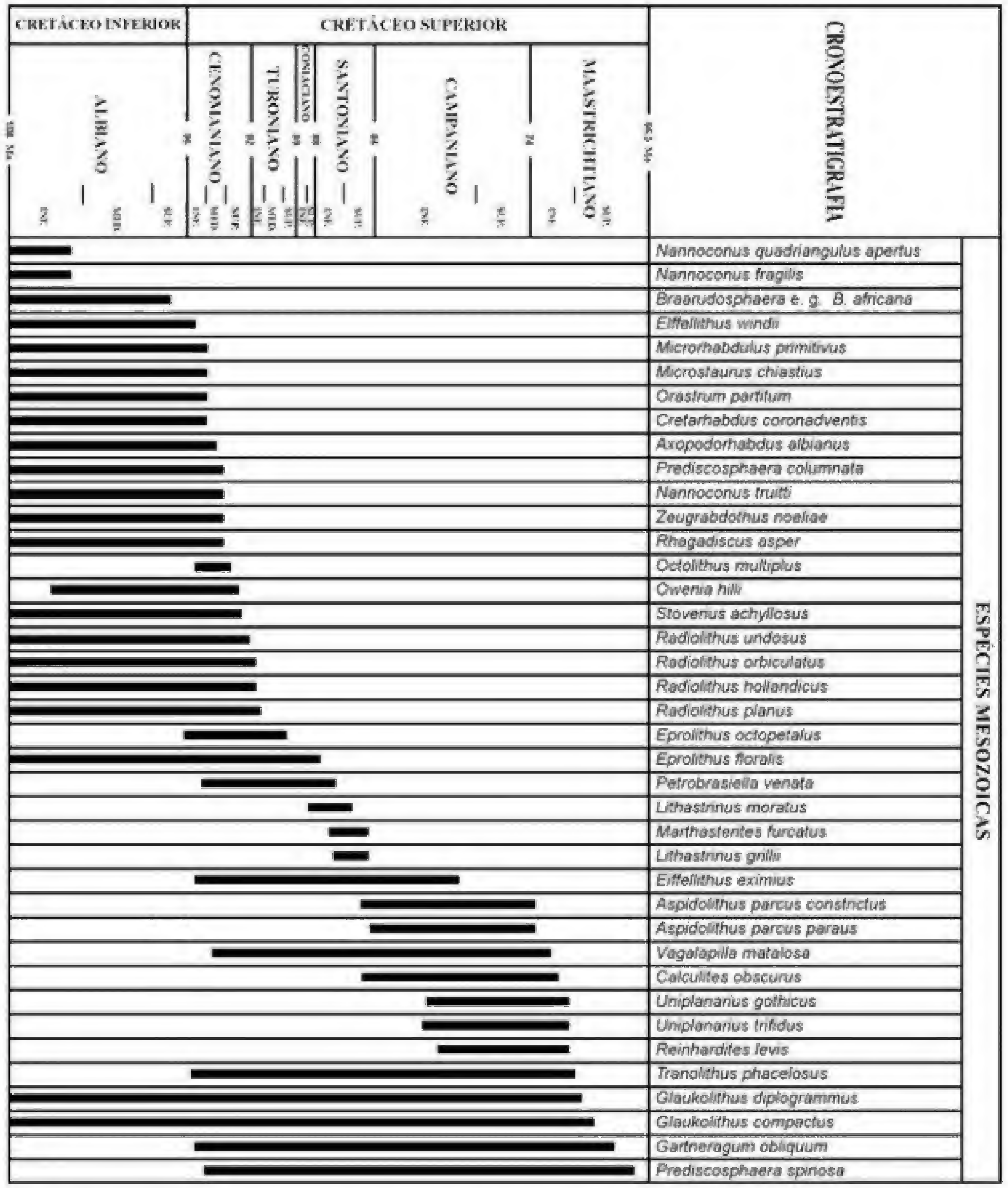


Figura 4.6 Distribuição cronoestratigráfica de espécies mesozoicas da margem continental brasileira, segundo Antunes (1997), Wanderley (2001b) e Perch-Nielsen (1985a).

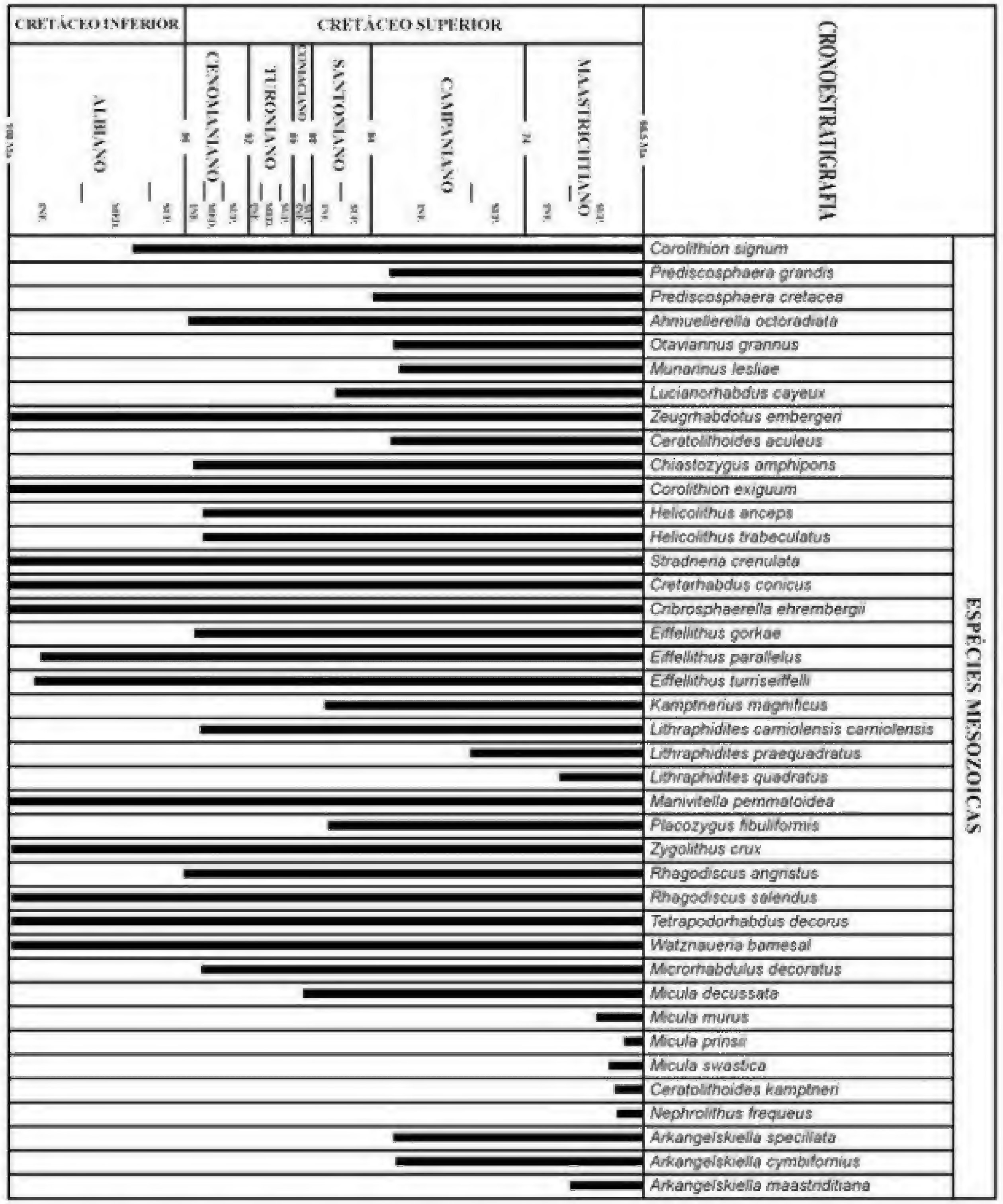


Figura 4.7 Distribuição cronoestratigráfica de espécies mesozoicas da margem continental brasileira, segundo Antunes (1997), Wanderley (2001a) e Perch-Nielsen (1985b).

O Limite K/P com Base em Nanofósseis Calcários

Segundo Burnett (1998), apenas 17 gêneros sobreviveram aos eventos cataclismáticos que marcaram o fim do Cretáceo e que foram responsáveis pela extinção de muitos grupos orgânicos. Esses gêneros são, portanto, os ancestrais de todas as formas cenozoicas e recentes.

No Brasil existem registros de nanofósseis do limite K-P em afloramentos da bacia Pernambuco/Paraíba (Albertão, 1993). Este autor identificou uma série de eventos incluindo camadas bioturbadas, camadas ricas em irídio e esférulas de impacto, características do estrato-tipo da passagem Cretáceo/Terciário em El Kef, Tunísia.

A teoria de um bólido extraterrestre como evento responsável pela extinção em massa no final do Cretáceo tem sido reforçada pela presença de esférulas de impacto ou microtectitos (Smit & Klaver, 1981; Alvarez *et alii*, 1980). O impacto causado pela vaporização de grandes quantidades de enxofre na atmosfera, bloqueando a luz do Sol de 6 a 9 meses, teria causado o esfriamento, próximo ao congelamento, nas águas superficiais e sua acidificação. A introdução de grandes quantidades de CO_2 na atmosfera aumentaria o efeito estufa (O'Keefe & Ahrens, 1989). Este fenômeno teria afetado o ciclo do carbono na Terra e levado a uma significante, mas gradual, mudanças na biota. Nos oceanos, a injeção de CO_2 provavelmente trouxe drásticas mudanças no pH e na temperatura da água devido a alteração das propriedades físico-químicas que interferem na biomineralização do carbonato, consequentemente, uma grande quantidade de flora e fauna microplanctônica, produtora de carbonato, se tornou extinta.

Um registro de nanofósseis do limite K-P na porção submersa das bacias sedimentares brasileiras foi reconhecido por Grassi (2000) na Bacia de Campos.

Wanderley & Aguiar (2006) reconheceram o limite K/P no talude da Bacia de Santos com base em de nanofósseis calcários, no intervalo estratigráfico do poço DSDP/ODP Leg 39 – *Site* 356 – testemunhos 28 e 29. Determinaram suas abundâncias e fizeram interpretações bioestratigráficas e paleoceanográficas. A figura 4.8 mostra formas cretáceas e paleocênicas neste testemunho.

Wanderley & Aguiar (2006), reconheceram, também, as seguintes biozonas: ZONA UC20 DE NANOFÓSSIL (Maastrichtiano mais superior), ZONA MARKALIUS INVERSUS (Daniano inicial), ZONA CRUCIPLACOLITHUS TENUIS (Daniano inicial) e ZONA CHIASMOLITHUS DANICUS (Daniano terminal) sem hiatos, entre o topo do Cretáceo e a base do Terciário (limite K/P).

Um evento de abundância de *Thoracosphaera* ocorre na base da ZONA MARKALIUS INVERSUS. Este evento também ocorre nos estratos iniciais do Paleógeno de outros locais onde o limite K/P é preservado, como, por exemplo, Tunísia e sudoeste da França.

Foi verificado também outro evento de abundância da espécie *Praeprinsius dimorphosus* na ZONA CHIASMOLITUS DANICUS. A figura 4.9 mostra a distribuição estratigráfica de espécies do Cretáceo da margem continental brasileira.

4,72 µm
6,74 µm

A *Micula decussata*

B *Eiffelithus turriseiffelii*

28,96 µm
8,02 µm

C *Zeugrabdothus embergeri (cocosfera)*

D *Arkangelskiella cymbiformis*

6,13 µm
5,82 µm

E *Cruciplacolithus intermedius*

F *Coccolithus pelagicus*

G *Chiasmolithus danicus*

H *Cruyciplacolithus tenuis*

Figura 4.8 Algumas formas cretáceas (A-D) e paleocênicas da Bacia de Santos ao microscópio óptico (Wanderley & Aguiar, 2006).

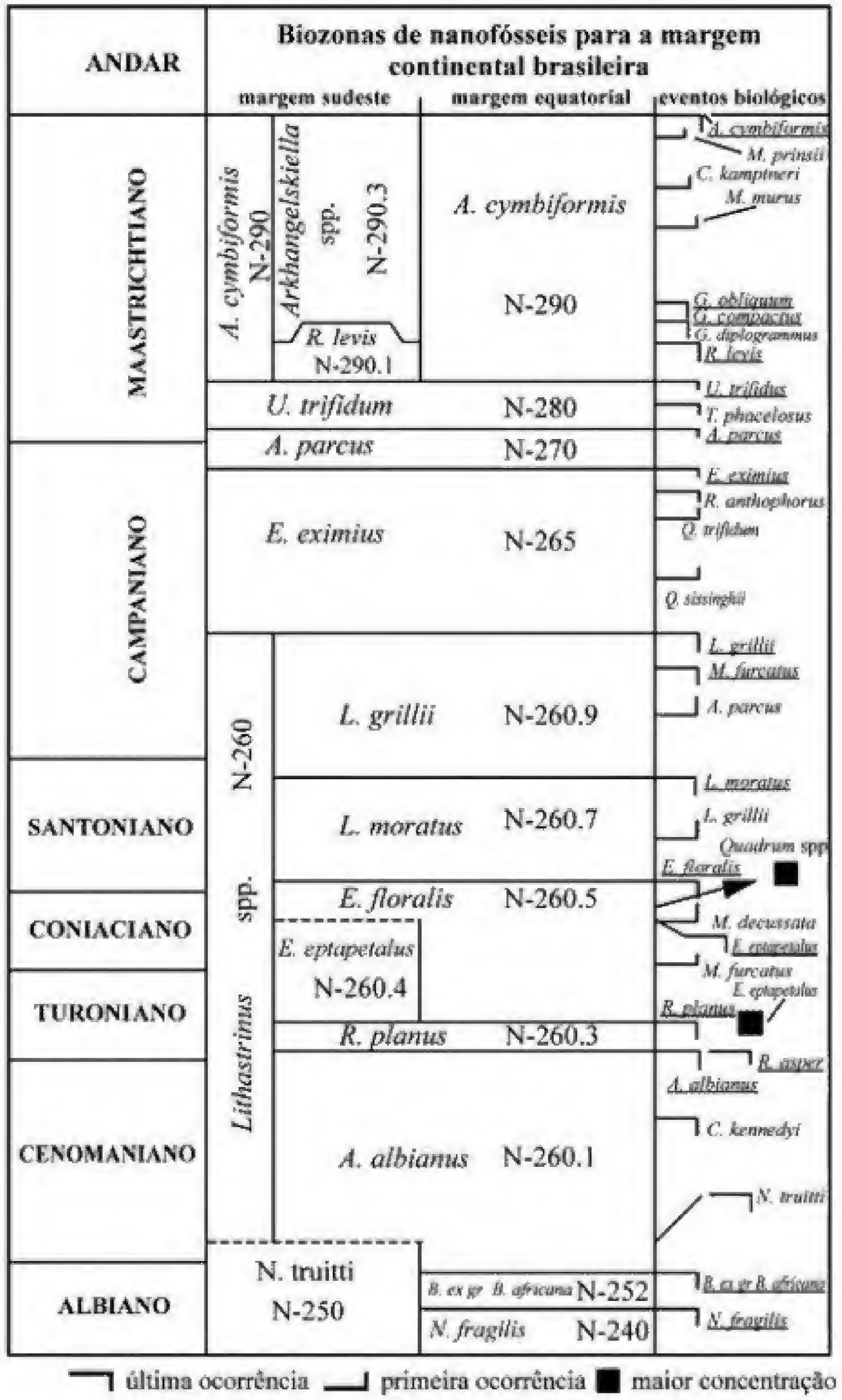

ANDAR
Biozonas de nanofósseis para a margem continental brasileira
margem sudeste
margem equatorial
eventos biológicos
MAASTRICHTIANO
CAMPANIANO
SANTONIANO
CONIACIANO
TURONIANO
CENOMANIANO
ALBIANO
A. cymbiformis
N-290
Arkhangelskiella spp.
N-290.3
R. levis
N-290.1
A. cymbiformis
N-290
U. trifidum
N-280
A. parcus
N-270
E. eximius
N-265
Lithastrinus spp.
N-260
L. grillii
N-260.9
L. moratus
N-260.7
E. floralis
N-260.5
E. eptapetalus
N-260.4
R. planus
N-260.3
A. albianus
N-260.1
N. truitti
N-250
B. ex gr B. africana
N-252
N. fragilis
N-240
A. cymbiformis
M. prinsii
C. kamptneri
M. murus
G. obliquum
G. compactus
G. diplogrammus
R. levis
U. trifidus
T. phacelosus
A. parcus
E. eximius
R. anthophorus
Q. trifidum
Q. sissinghii
L. grillii
M. furcatus
A. parcus
L. moratus
L. grillii
Quadrum spp
E. floralis
M. decussata
E. eptapetalus
M. furcatus
E. eptapetalus
R. planus
R. asper
A. albianus
C. kennedyi
N. truitti
B. ex gr B. africana
N. fragilis
última ocorrência
primeira ocorrência
■ maior concentração

Figura 4.9 Biozoneamento de Antunes (1997) para o Cretáceo da margem continental brasileira.

Aplicações

A. Bioestratigrafia

Os nanofósseis calcários são muito úteis na Bioestratigrafia e, consequentemente, na indústria de hidrocarbonetos (Antunes, 2007; Shimabukuro, 1994). A Estratigrafia, que se ocupa em colocar em ordem sucessiva os estratos rochosos resultantes de eventos ocorridos no tempo geológico, lança mão de todos os recursos para situar estes eventos nos pacotes rochosos.

Os geólogos observaram que uma vez extinto um organismo, fossilizado dentro da rocha, ele jamais aparecerá novamente em estratos superiores ou tempos posteriores. O nome deste princípio é a irreversibilidade da evolução orgânica. Os nanofósseis calcários incluem muitas espécies que surgiram e se extinguiram rapidamente no decorrer do tempo geológico, deixando sinais na longa sequência estratigráfica que é o tempo geológico.

A Terra está em constante transformação. Variações do clima e do nível do mar, entre outros eventos, influem fortemente no registro sedimentar e dos seres nele incorporados, tornando-o descontínuo e complexo. Nesse sentido, os nanofósseis calcários permitem reconhecer discordâncias (erosões ou ausência de sedimentação) e semelhanças de estratos de mesma idade em regiões relativamente distantes.

Na correlação estratigráfica observam-se semelhanças nos topos e bases das biozonas definidos pelos principais bioeventos de extinção e abundância ao longo do tempo geológico, o que permite identificar possíveis ausências de registro, ajudando a mapear e caracterizar a natureza e a extensão das acumulações petrolíferas. A ampla distribuição geográfica e a curta distância temporal possibilitam correlações estratigráficas a longas distâncias.

A distribuição dos nanofósseis nos estratos quando comparada às divisões cronoestratigráficas do tempo geológico, já estabelecida, permite datar as camadas, trazendo indicativos de hiatos, reconstruindo a história tectônica, o tempo de formação da rocha selante, da trapa e da migração do hidrocarboneto (Figuras 4.9, 4.10 e 4.11).

B. Sismoestratigrafia e Estratigrafia de Sequências

O reconhecimento de inconformidades ou ausência no registro pode auxiliar na determinação dos limites de sequências. A sequência deposicional definida por Vail (1987), com base na Sismoestratigrafia, como *"uma unidade estratigráfica composta de uma sucessão relativamente concordante de estratos geneticamente relacionados e limitada, no topo e na base, por discordâncias ou suas conformidades correlatas"* atribui aos nanofósseis calcários um importante papel, dado o caráter cronoestratigráfico das discordâncias, colocando-os como balizadores das interpretações sismoestratigráficas.

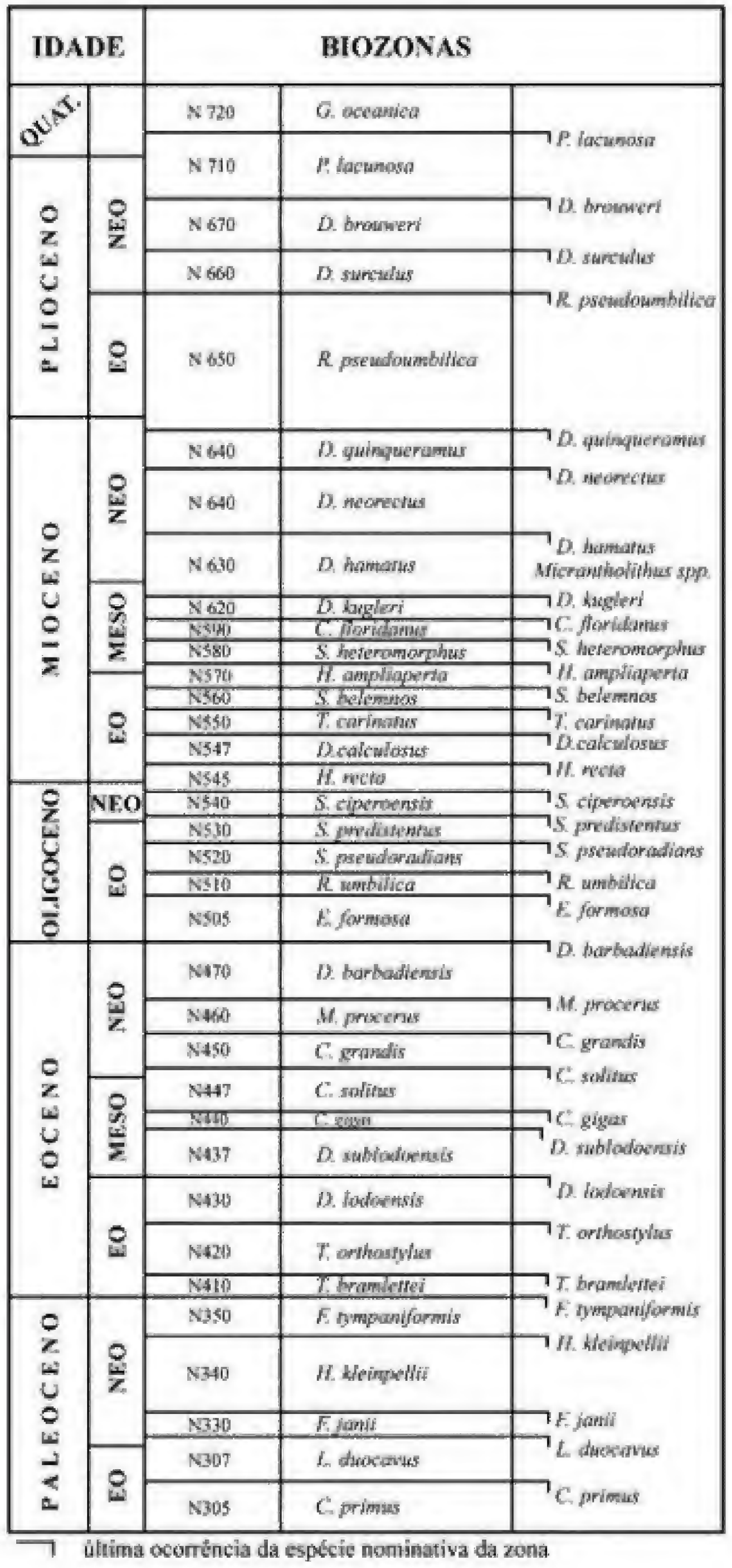
Os nanofósseis calcários, aliados a outras ferramentas, são, portanto, fundamentais para o reconhecimento da arquitetura, sequência deposicional, histórico sedimentar e fácies de uma bacia sedimentar e seu potencial petrolífero.

São importantes para a exploração do petróleo, definição dos locais de perfuração e profundidade final a ser atingida, avaliação na distribuição do reservatório (extensão da bacia) e reconhecimento de trapas e rochas-fonte, migração e acúmulo do óleo.

C. Paleoecologia e Paleoceanografia

Por serem fotossintetizantes os nanofósseis calcários são muito sensíveis às variações de luz, nutrientes e temperatura, aumentando ou diminuindo o número de indivíduos quando variam esses fatores no meio. Quando encontram condições especialmente favoráveis ocorrem florações anômalas e certas espécies atingem um número astronômico de indivíduos chegando a 15 000 por lâmina. Os estudos paleoecológicos e paleoceanográficos consideram de grande importância os aspectos quantitativos das amostras.

Picos de abundância de indivíduos de certas espécies, também conhecidos como **eventos acme**, auxiliam na correlação de estratos nos níveis regional e global. Mudanças nos parâmetros físicos, químicos e biológicos do ambiente seriam responsáveis por esses eventos. Modificações paleoclimáticas significativas podem acarretar mudanças quantitativas expressivas nas associações de nanofósseis, representando significado paleoecológico, paleoceanográfico representando, por vezes, significado bioestratigráfico. A integração com dados de isótopos de oxigênio e carbono permitem uma interpretação paleoceanográfica acurada.



IDADE		BIOZONAS		
QUAT.		N 720	*G. oceanica*	
PLIOCENO	NEO	N 710	*P. lacunosa*	*P. lacunosa*
		N 670	*D. brouweri*	*D. brouweri*
		N 660	*D. surculus*	*D. surculus*
	EO	N 650	*R. pseudoumbilica*	*R. pseudoumbilica*
MIOCENO	NEO	N 640	*D. quinqueramus*	*D. quinqueramus*
		N 640	*D. neorectus*	*D. neorectus*
		N 630	*D. hamatus*	*D. hamatus* *Micrantholithus spp.*
	MESO	N 620	*D. kugleri*	*D. kugleri*
		N590	*C. floridanus*	*C. floridanus*
		N580	*S. heteromorphus*	*S. heteromorphus*
	EO	N570	*H. ampliaperta*	*H. ampliaperta*
		N560	*S. belemnos*	*S. belemnos*
		N550	*T. carinatus*	*T. carinatus*
		N547	*D.calculosus*	*D.calculosus*
		N545	*H. recta*	*H. recta*
OLIGOCENO	NEO	N540	*S. ciperoensis*	*S. ciperoensis*
	EO	N530	*S. predistentus*	*S. predistentus*
		N520	*S. pseudoradians*	*S. pseudoradians*
		N510	*R. umbilica*	*R. umbilica*
		N505	*E. formosa*	*E. formosa*
EOCENO	NEO	N470	*D. barbadiensis*	*D. barbadiensis*
		N460	*M. procerus*	*M. procerus*
		N450	*C. grandis*	*C. grandis*
	MESO	N447	*C. solitus*	*C. solitus*
		N440	*C. gigas*	*C. gigas*
		N437	*D. sublodoensis*	*D. sublodoensis*
	EO	N430	*D. lodoensis*	*D. lodoensis*
		N420	*T. orthostylus*	*T. orthostylus*
		N410	*T. bramlettei*	*T. bramlettei*
PALEOCENO	NEO	N350	*F. tympaniformis*	*F. tympaniformis*
		N340	*H. kleinpellii*	*H. kleinpellii*
		N330	*F. janii*	*F. janii*
	EO	N307	*L. duocavus*	*L. duocavus*
		N305	*C. primus*	*C. primus*

┐ última ocorrência da espécie nominativa da zona

Figura 4.10 Biozoneamento de Richter *et alii* (1993 *apud* Antunes, 1997) para o Terciário da margem continental brasileira.

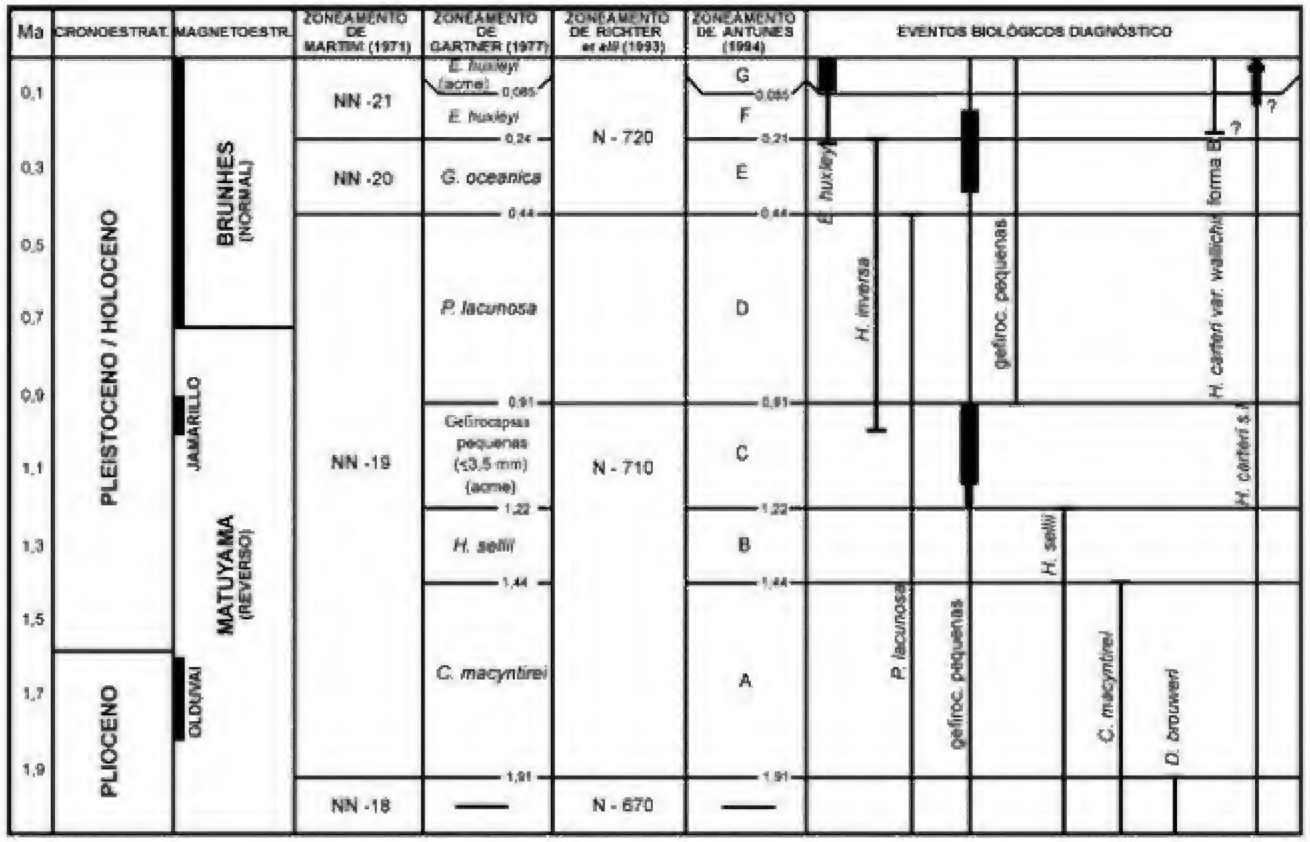

Ma
CRONOESTRAT.
MAGNETOESTR.
ZONEAMENTO DE MARTINI (1971)
ZONEAMENTO DE GARTNER (1977)
ZONEAMENTO DE RICHTER et alii (1993)
ZONEAMENTO DE ANTUNES (1994)
EVENTOS BIOLÓGICOS DIAGNÓSTICO
0,1
0,3
0,5
0,7
0,9
1,1
1,3
1,5
1,7
1,9
PLEISTOCENO / HOLOCENO
PLIOCENO
BRUNHES (NORMAL)
JAMARILLO
MATUYAMA (REVERSO)
OLDUVAI
NN -21
NN -20
NN -19
NN -18
E. huxleyi (acme)
0,085
E. huxleyi
0,24
G. oceanica
0,44
P. lacunosa
0,91
Gefirocapsas pequenas (≤3,5 mm) (acme)
1,22
H. sellii
1,44
C. macyntirei
1,91
N - 720
N - 710
N - 670
G
F
E
D
C
B
A
0,085
0,21
0,44
0,91
1,22
1,44
1,91
E. huxleyi
H. inversa
P. lacunosa
gefiroc. pequenas
H. sellii
C. macyntirei
D. brouweri
H. carteri var. wallichii forma B
H. carteri s.l.
?

Figura 4.11 Biozoneamento de Antunes (1994) para o Quaternário da Bacia de Campos.

Eventos Acme de *Florisphaera profunda*, *Emiliania huxleyi*, *Rhabdosphaera clavigera* (Pleistoceno/Holoceno); *Thoracosphaera* spp. (limite Cretáceo/Paleógeno) *Praeprinsius dimorphosus* (Daniano) aliados a valores isotópicos de oxigênio ^{18}O e carbono d^{13}C, permitem inferir parâmetros ambientais como temperatura da água do mar, nutrientes e variação na posição da termoclina.

D. Acme de *Florisphaera profunda*

Segundo Young (1994) quando o *imput* solar nas águas superficiais dos oceanos varia, (o que ocorre quando o nível do mar varia) um aumento do número de indivíduos de *Florisphaera profunda* é observado, indicando a nova posição da termoclina. A adaptação dessas espécies nos níveis com pouca luz da coluna d'água implica que as espécies que habitam esta zona precisam ajustar-se a baixos níveis de luz permanentemente.

A cerca de 40 cm de profundidade do testemunho JPC17 da Bacia de Santos ocorre um pico de abundância da espécie *Florisphaera profunda* uma espécie que vive na coluna d'água dos oceanos entre 100 e 200 metros de profundidade sendo extremamente rara em águas superficiais. Sua abundância parece estar associada a ambientes de pouca luz, baixa temperatura, mas usualmente, altos níveis de nutrientes. Estes fatores, por sua vez, são extremamente dependentes da luz.

O significativo aumento no número de indivíduos de *F. profunda* no limite Pleistoceno/Holoceno da Bacia de Santos parece estar relacionado a uma elevação do nível do mar e, consequente, variação na posição da termoclina, que provavelmente sofreu um levantamento, deixando esta espécie em um ambiente de águas mais ricas em nutrientes resultando numa extrema proliferação de indivíduos (figura 4.12).

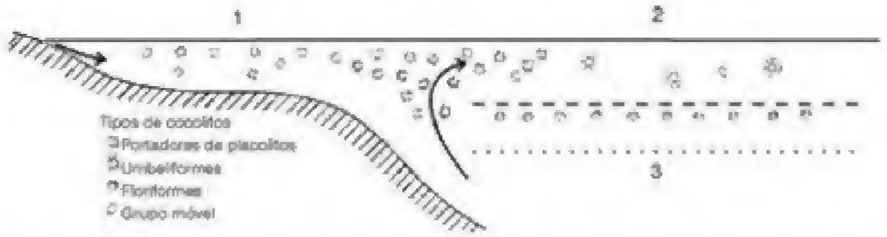

1
2
3
Tipos de cocolitos
Portadores de placolitos
Umbeliformes
Floriformes
Grupo móvel

Figura 4.12 Modificação na posição da termoclina (indicada pela seta), que provavelmente sofreu um levantamento, deixando *Florisphaera profunda* em um ambiente de águas mais ricas em nutrientes resultando numa extrema proliferação de indivíduos (Young, 1994).

Modificações paleoclimáticas significativas ficaram registradas na Bacia de Santos durante o limite Pleistoceno/Holoceno. Movimentos orbitais da Terra em relação ao Sol, provavelmente modificaram a quantidade de radiação solar absorvida pelos oceanos, derretendo as calotas polares, elevando o nível do mar e interferindo na espessura da zona fótica, acarretando mudanças quantitativas expressivas nas associações de nanofósseis, ao final do Pleistoceno. Este evento também representa significado bioestratigráfico: o limite Pleistoceno/Holoceno. Os dados isotópicos também revelam um aumento significativo da temperatura do planeta entre o possível limite Pleistoceno/Holoceno. A média global dos valores de d^{18}O obtidos em carapaça de *Cibicidoides wuellerstofi* do Último Máximo Glacial do Pleistoceno é 4,03 + ou – 0,33‰, e para o Holoceno é de 2,46 + ou – 0,22 evidenciando uma mudança drástica da temperatura da água a 40 cm de profundidade coincidente com o pico de abundância da espécie em questão (figura 4.13A-B). Os valores isotópicos obtidos na espécie de foraminífero planctônico *Globigerinoides ruber* formam uma curva semelhante à curva de Emiliani *et alii* (1975) também apontando a passagem do Pleistoceno/Holoceno à mesma profundidade.

Mudanças orbitais da Terra em relação ao Sol seriam responsáveis pelo degelo das calotas polares e aumento do nível do mar com consequente subida da zona fótica, e um maior aquecimento das águas superficiais.

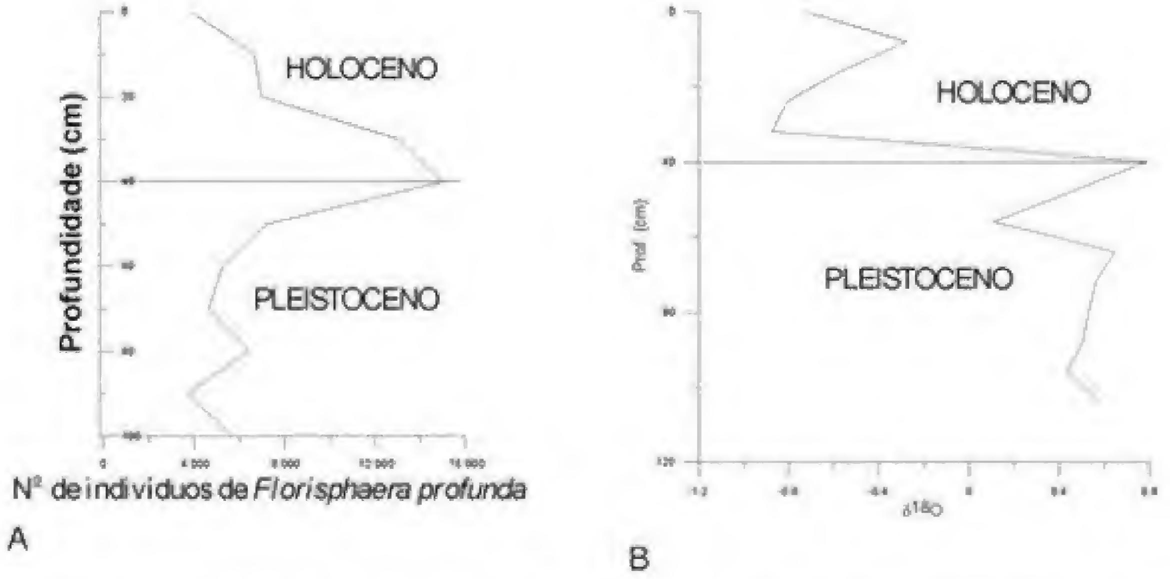


Figura 4.13 (A) Nº de indivíduos de *F. profunda* ao longo do intervalo estudado do JPC17. (B) Curva de ^{18}O em foraminíferos da espécie bentônica *Cibicidoides wuellerstofi* (segundo Emiliani *et alii*, 1975).

No testemunho JPC17 foram reconhecidos o **intervalo F** e o **intervalo G** de Antunes (1994) para o Quaternário da Bacia de Campos (figura 4.14).

Intervalo bioestratigráfico F: é compreendido como o intervalo entre a última ocorrência de *Helicosphaera inversa* e o nível mais inferior de dominância de *Emiliania huxleyi* de idade neopleistocênica. No testemunho estudado está situado entre 110 e 51 cm.

Intervalo bioestratigráfico G: está situado acima do nível de dominância de *Emiliania huxleyi*, de idade Pleistoceno/Holoceno. No testemunho estudado, este intervalo está situado entre 51 e 0 cm. A 40 cm é observado um evento acme de *Florisphaera profunda*, relatado previamente. O evento mencionado é coincidente com o limite das sequências isotópicas propostas, possivelmente o limite Pleistoceno/Holoceno.

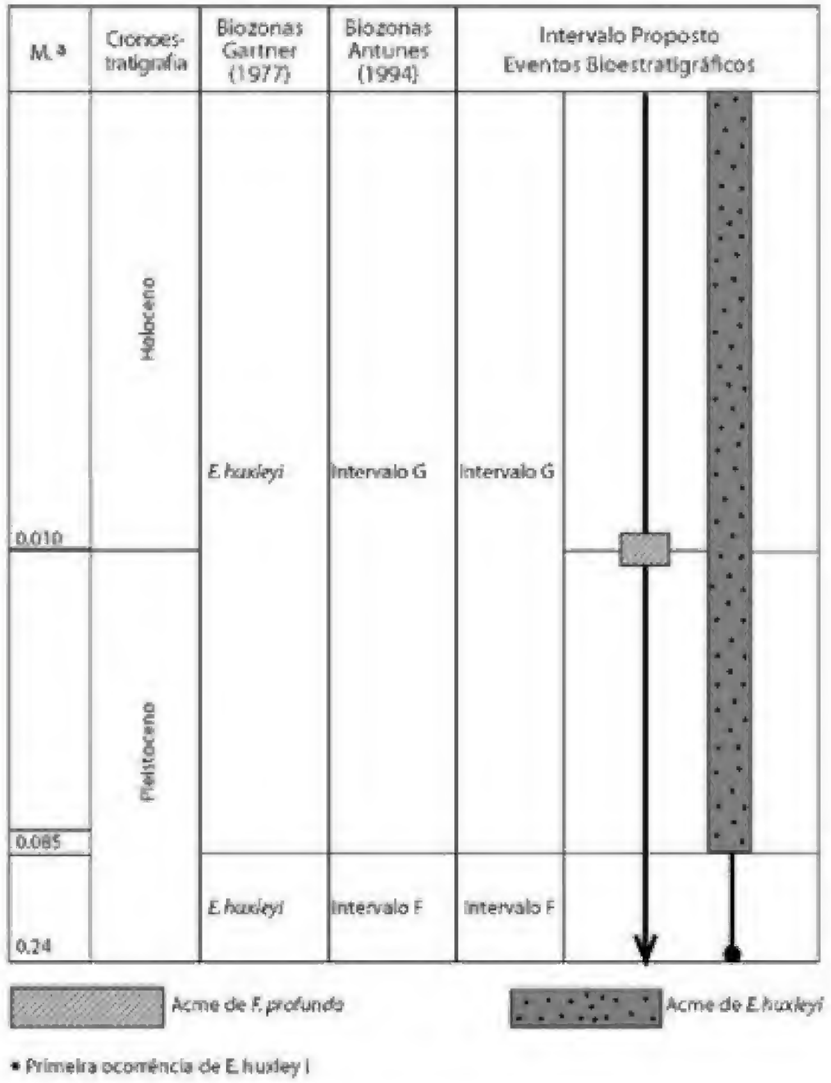


Figura 4.14 Biozoneamentos do Quaternário com o possível limite Pleistoceno/Holoceno reconhecido por Wanderley *et alii* (2007) no testemunho JPC17 da Bacia de Santos.

Referências

ALBERTÃO, G. A. 1993. *Abordagem interdisciplinar e epistemológica sobre as evidências do limite Cretáceo-Terciário, com base em leituras efetuadas no registro sedimentar das bacias da costa leste brasileira*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 2 volumes, 251 p.

ANTUNES, R. L. 1994. Bioestratigrafia dos nanofósseis quaternários da bacia de Campos. Boletim de Geociências da PETROBRAS, *8*(2/4): 295-313.

ANTUNES, R. L. 1997. *Introdução ao estudo dos nanofósseis calcários*. Instituto de Geociências, Série Didática, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 115 p.

ANTUNES, R. L. 2007. Nanofósseis calcários do Quaternário da Margem Continental Brasileira. *Série Ciência, Técnica, Petróleo. Seção Exploração de Petróleo, 21*, 75 p.

ALVAREZ, L. W.; ALVAREZ, W.; ASARO, F. & MICHEL, H. V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science, 208* (4448): 1.095-1.108.

ARRIBAS, M. S. M. 1976. Importância de los cocolitofóridos em La formación de las rocas carbonatadas. *Boletín Del Instituto de Investigaciones Geológicas, 31*: 133-146.

BURNETT, J. A. 1998. Upper Cretaceous. *In*: BOWN, P. R. (ed.). Calcareous Nannofossils Biostratigraphy. Chapman & Hall, p. 132-199.

EMILIANI, C.; GARTNER, S.; LIDZ, B.; ELDREDGE, K.; ELVEY; D. K.; HUANG, T. C.; STIP, J. J. & SWANSON, M. F. 1975. Paleoclimatological Analysis of late Quaternary Cores from the Northeastern Gulf of México. *Science*, *189*: 1.083-1.088.

EHREMBERG, G. G. 1836. Ueber mikroskopicheneue charaktere der erdingenund derben Mineralien. *Annalen der Physic and Chemie*, *39*, Leipzig, p. 101-106.

GARTNER Jr., S. 1977. Calcareous nannofossil biostratigraphy and revised zonation of the Pleistocene. *Marine Micropaleontology*, *2*: 1-25.

GRASSI, A. A. 2000. *O limite Cretáceo-Terciário nas bacias de Pernambuco-Paraíba e Campos: um estudo multidisciplinar com ênfase na bioestratigrafia de nanofósseis*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

O'KEEFE, J. D. & AHREMS, T. J. 1989. Impact production of CO_2 by the Cretaceous/Tertiary extinction bolide and the resultant heating of the Earth. *Nature 338*: 247-249.

PAASCHE, E. & KLAVENESS, D. 1970. A physiological comparison of coccolith-forming and naked cells of *Coccolithus huxley*. *Archive Microbiologi*, *73*: 143-152.

PERCH-NIELSEN, K. 1985a. Mesozoic Calcareous Nannofossils. 1985a *In*: BOLLI, H. M.; SAUNDERS, J. B. & PERCH-NIELSEN, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, p. 329-426.

PERCH-NIELSEN, K. 1985b. Cenozoic Calcareous Nannofossils. 1985b *In*: BOLLI, H. M.; SAUNDERS, J. B. & PERCH-NIELSEN, K. (eds.) *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, p. 427-554.

PERCH-NIELSEN, K.; SUPKO, P. R.; BOERSMA, A.; CARLSON, R. L.; DINKELMAN, M. G.; FODOR, R. V.; KUMAR, N.; McCOY, F.; THIEDE, J. & ZIMMERMAN, H. B. 1977. Site 356: São Paulo Plateau South Atlantic, *DSDP Leg 39*, Initial Reports of the DSDP, *39*: 141-229.

ROMEIN, A. J. T. 1979. Lineages in Early Paleogene calcareous nannoplankton. *Utrech Micropalaeontology Bulletin*, *22*: 1-231.

SHIMABUKURO, S. 1994. *"Braarudosphaera Chalk": Investigação sobre a gênese de um marco estratigráfico*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 117 p.

SIKES, C. S.; ROER, R. D. & WILBUR, K. M. 1980. Photosynthesis and coccolith formation: inorganic carbon sources and net inorganic reaction of deposition. *Limnology, Oceanography*, *25*: 248-61.

SMIT, J. & KLAVER, G. 1981. Sanidini spherules at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature, 285*: 47-49.

VAIL, P. R. 1987. Seismic stratigraphy interpretation using sequence stratigraphy. Part 1: seismic stratigraphy interpretation procedure. *In*: BALLY, W. A. (org.). *Atlas of Seismic Stratigraphy*, v. 1, AAPG Studies in Geology, *27*: 1-10.

WANDERLEY, M. D. 2001a. Interpretações Paleoecológicas e Bioestratigráficas do Testemunho MC 58 (Holoceno/Pleistoceno da Bacia de Santos) com base em Nanofósseis Calcários. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *2*: 21-32.

WANDERLEY, M. D. 2001b. O limite Cretáceo/Terciário com base em nanofósseis calcários provenientes do poço situado no Atlântico Sudeste (Plateau de São Paulo). *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, Rio Branco, *Boletim de Resumo*, UFAC, p. 93.

WANDERLEY, M. D. & AGUIAR, R. P. 2006. Calcareous nanofossil from Cretaceous/Paleogene Boundary and Earliest Danian of Santos Basin (São Paulo Plateau, Brazil) – ODP LEG 39-SITE 356-CORES 28/29. *Revista de Geociências da UNESP*, *25*: 4.

WANDERLEY, M. D.; McMANNUS, J.; AGUIAR, R. P. & ALVES, C. F 2007. Os nanofósseis calcários como indicadores das variações paleoclimáticas da Bacia de Santos e a bioestratigrafia de eventos. *In*: CARVALHO, I. S.; CASSAB, R. T.; SCHWANKE, C.; CARVALHO, M. A.; FERNANDES, A. C. S.; RODRIGUES, M. A.; CARVALHO, M. S. S.; ARAI, M. & OLIVEIRA, M. E. Q. (eds.). *Paleontologia: Cenários de Vida*, volume 2. Editora Interciência, p. 421-432.

WANDERLEY, M. D.; DELFINO, D. O.; CARDOSO, M. N. & VILELA, C. G. 2009. Presença de Nanofósseis calcários na Baía de Guanabara – indício de influência marinha em um corpo aquoso mixo-halino. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21, Belém, Pará, Brasil, 2009. *Livro de Resumos*. CD-ROM.

WHITTAKER, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, *163*: 150-160.

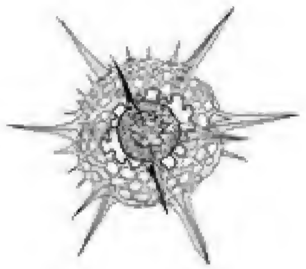
WINTER, A. & SIESSER, W. G. 1994. (eds.). *Coccolithophores* . Cambridge University Press, 242 p.

YOUNG, J. R. 1994. Functions of Coccolithophores. *In*: WINTER, A. & SIESSER, W. G. (eds.). *Coccolithophores*. Cambridge University Press, 242 p.

5

RADIOLÁRIOS

Valesca Portilla Eilert
Simone Baecker Fauth
Vladimir de Souza



Radiolários são micro-organismos unicelulares, exclusivamente marinhos, holoplanctônicos, solitários ou coloniais. Pertencem à classe Actinopoda, a qual agrupa os organismos que diferenciam-se de todos os demais protistas pela presença de axópodes (pseudópodes rígidos) e de uma membrana capsular, que envolve o endoplasma, separando-o do ectoplasma. São conhecidos no registro fóssil através de seu endoesqueleto, constituído originalmente por sílica amorfa hidratada – opala ($SiO_2 . nH_2O$). Suas dimensões variam, em média, de 0,05 a 0,25 mm.

Vivem em mares e oceanos, em águas neríticas e oceânicas, desde a superfície até as profundidades abissais. Podem ser encontrados na região equatorial, distribuindo-se até as regiões polares. Inúmeras espécies apresentam preferências ecológicas bem definidas, o que as caracterizam como excelentes indicadoras de parâmetros ecológicos e hidrológicos, principalmente temperatura, salinidade, profundidade e fertilidade dos oceanos.

Os radiolários mais antigos foram encontrados em rochas do Cambriano Médio. Desde então muitas espécies sofreram evolução rápida e, por essa razão, hoje são reconhecidos importantes fósseis-guia para todos os períodos geológicos.

São especialmente utilizados para o estudo de depósitos de águas profundas (entre 600 e 2 000 m) e ultraprofundas (acima de 2 000 m), pois, ao contrário dos microfósseis carbonáticos, seus esqueletos de opala ultrapassam a profundidade de compensação do carbonato de cálcio – *CCD* (atualmente, em média, de 4 000 a 4 500 m de lâmina d'água). Os principais depósitos ricos em radiolários são as vasas a radiolários, radiolaritos, *cherts*, diatomitos e folhelhos silicosos, embora também possam ser encontrados em siltitos, carbonatos, nódulos silicosos e fosfáticos.

A subclasse Radiolaria inclui as superordens Phaeodaria e Polycystina. O esqueleto dos Phaeodaria é formado por opala associada com matéria orgânica e, por esse motivo, raramente é preservado. Neste capítulo serão enfatizados os radiolários Polycystina, cujo esqueleto é formado por opala pura, em razão de seu predomínio no registro fóssil. Aproximadamente 8 000 espécies de radiolários Polycystina, agrupadas em cerca de 2 500 gêneros, já foram descritas e, a cada ano, novas espécies, gêneros e famílias são acrescentados ao registro fóssil do Fanerozoico.

Morfologia

A. Organização Celular

O conhecimento atual sobre a biologia de radiolários ainda é restrito. Resultados de estudos iniciais, bem como novas descobertas, foram apresentados por Anderson (1983).

A célula dos radiolários (figura 5.1) é dividida em endoplasma e ectoplasma, através de uma membrana quitinosa ou pseudoquitinosa, geralmente pigmentada e perfurada, denominada membrana capsular. Essa membrana envolve o endoplasma, delimitando a cápsula central, onde se encontra o núcleo e outras organelas. A cápsula central pode ser esférica, oval ou lobada, dependendo da espécie, e possui uma grande importância na regeneração celular dos radiolários, bem como na formação do esqueleto silicoso (Hollande & Enjumet, 1960).

No endoplasma estão incluídos um ou vários núcleos, mitocôndrias, dictiossomas, retículo endoplasmático, gotas de lipídios, cristais (provavelmente proteínas), bactérias e algas, além do axoplasto, do qual surgem os pseudópodes longos, delgados e rígidos chamados axópodes. A região extracapsular é constituída pelo ectoplasma, suas inclusões e pseudópodes. O ectoplasma tem um aspecto esponjoso em corte transversal, devido à presença de inúmeros vacúolos e, quando atingido, pode retrair-se formando uma delgada película em torno da membrana capsular. Em condições normais pode ser subdivido em três regiões distintas: a) sarcomatriz, região interna formada por citoplasma granular pigmentado; b) calima, zona mediana formada por citoplasma gelatinoso, com numerosos vacúolos digestivos e alvéolos abertos em contato direto com a água do mar, além de algas simbióticas; c) sarcodíctio, camada delgada externa formada por citoplasma reticulado.

Os pseudópodes ou prolongamentos citoplasmáticos, podem ser de três tipos: filópodes, axópodes e axoflagelos. Os filópodes surgem da camada mais externa do ectoplasma e são projeções muito delgadas do citoplasma, com base muitas vezes anastomosada. São utilizados para imobilizar a presa e transportá-la até os vacúolos digestivos. Os axópodes são constituídos por um filamento axial rígido e revestidos pelo citoplasma. Têm a função de manter a posição dos radiolários na coluna d'água. Distribuem-se radialmente ou podem agrupar-se, originando os axoflagelos, que são utilizados para captura de presas. Tanto os filópodes quanto os axópodes podem retrair-se em condições de estresse ambiental e permanecer em torno da membrana capsular.

B. Esqueleto

O esqueleto dos Polycystina, muitas vezes também referido como concha, carapaça ou testa, é formado por sílica ($SiO_2 \cdot nH_2O$) extraída diretamente da água do mar pelo protista. Normalmente o citoplasma reveste todos os elementos do esqueleto quando o organismo está vivo, evitando o contato direto do mesmo com a água do mar e, dessa forma, impedindo a sua dissolução.

A estrutura esqueletal dos radiolários é apresentada sob a forma de espinhos anastomosados, esferas simples perfuradas, elaboradas construções com várias esferas concêntricas ou estruturas cônicas multiloculares das quais podem surgir espinhos e vários tipos de apêndices, tais como asas, pés e tubos (figura 5.2).

Normalmente diferencia-se o esqueleto dos radiolários com base em sua simetria radial nas ordens Archaeospicularia, Spumellaria, Collodaria e Entactinaria e bilateral em Albaillellaria, Latentifistularia e Nassellaria.

O elemento esqueletal mais simples é formado por um conjunto de barras e espinhos, denominado de espícula (figura 5.3A), que se diferencia das espículas de esponja por não possuir um canal central.

A parede do esqueleto pode ser de três tipos básicos (figura 5.4A): a) treliçada, quando formada por uma rede de barras delimitando poros; b) esponjosa, quando formada por um arranjo irregular de barras longas e curtas entrelaçadas em um padrão tridimensional; c) placa perfurada, quando apresenta poros pequenos distribuídos sem um arranjo específico.

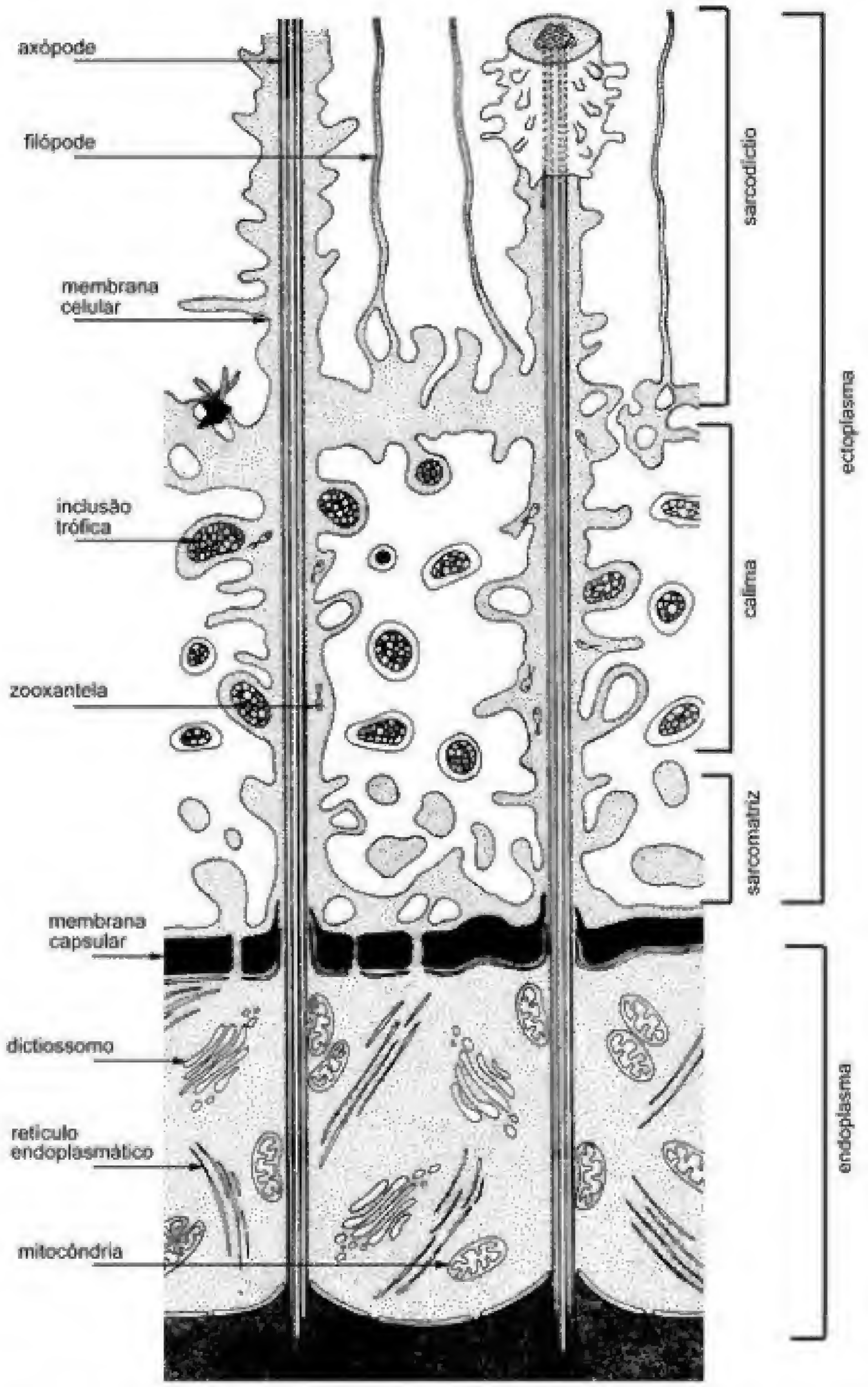


Figura 5.1 Morfologia da célula de um radiolário Polycystina em seção longitudinal. Modificado de Schaaf (1984).

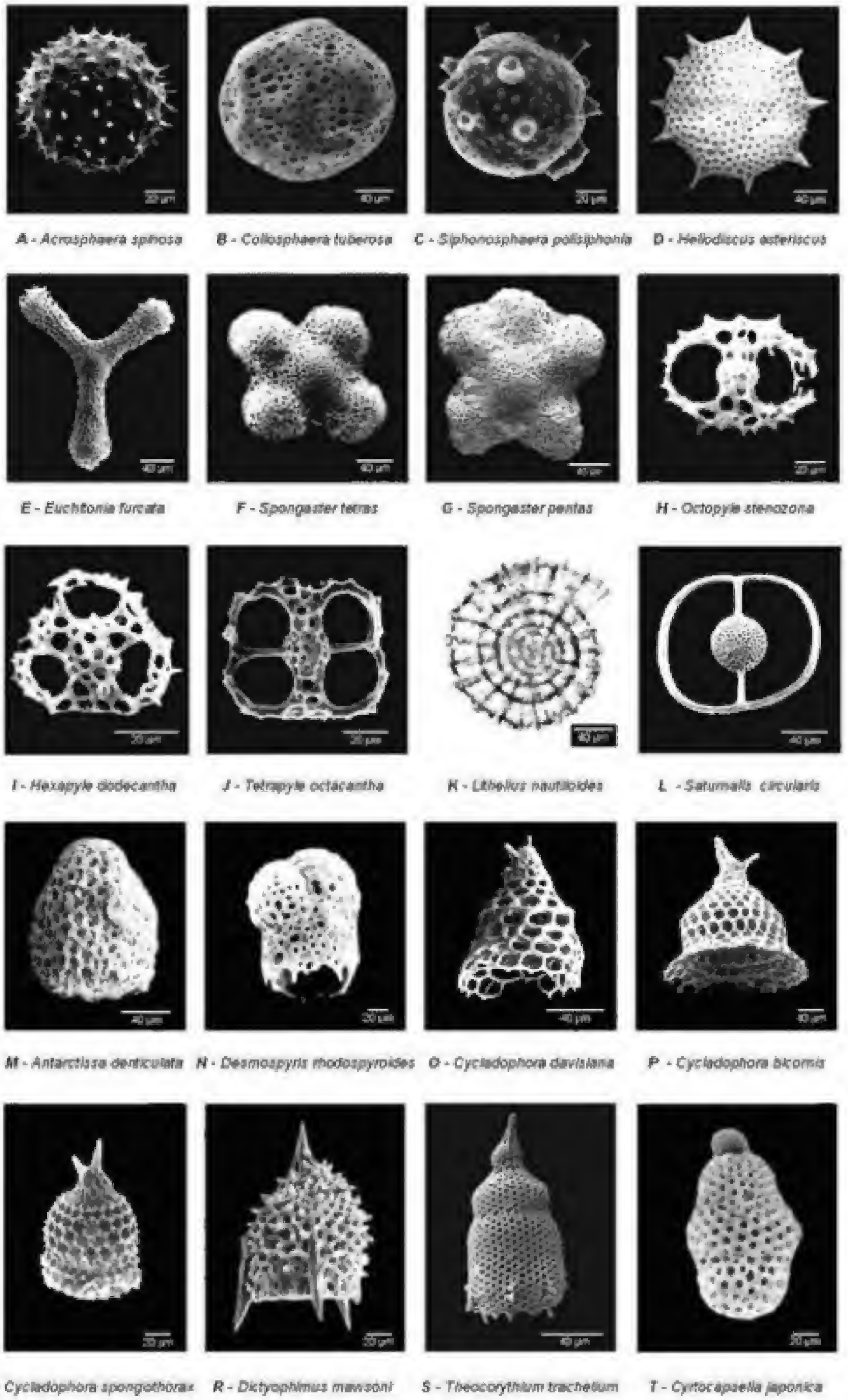
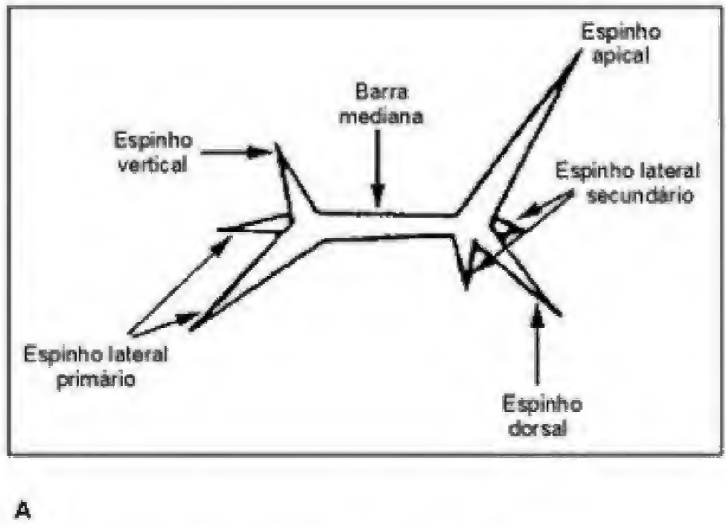

A - *Acrosphaera spinosa*
B - *Collosphaera tuberosa*
C - *Siphonosphaera polisiphonia*
D - *Heliodiscus asteriscus*
E - *Euchitonia furcata*
F - *Spongaster tetras*
G - *Spongaster pentas*
H - *Octopyle stenozona*
I - *Hexapyle dodecantha*
J - *Tetrapyle octacantha*
K - *Lithelius nautiloides*
L - *Saturnalis circularis*
M - *Antarctissa denticulata*
N - *Desmospyris rhodospyroides*
O - *Cycladophora davisiana*
P - *Cycladophora bicornis*
Q- *Cycladophora spongothorax*
R - *Dictyophimus mawsoni*
S - *Theocorythium trachelium*
T - *Cyrtocapsella japonica*

Figura 5.2 Exemplos da diversidade morfológica de radiolários Polycystina: Spumellaria (A-K), Entactinaria (L), Nassellaria (M-T). Holoceno–Pleistoceno da Bacia de Pelotas.


Espinho apical
Barra mediana
Espinho vertical
Espinho lateral secundário
Espinho lateral primário
Espinho dorsal
A

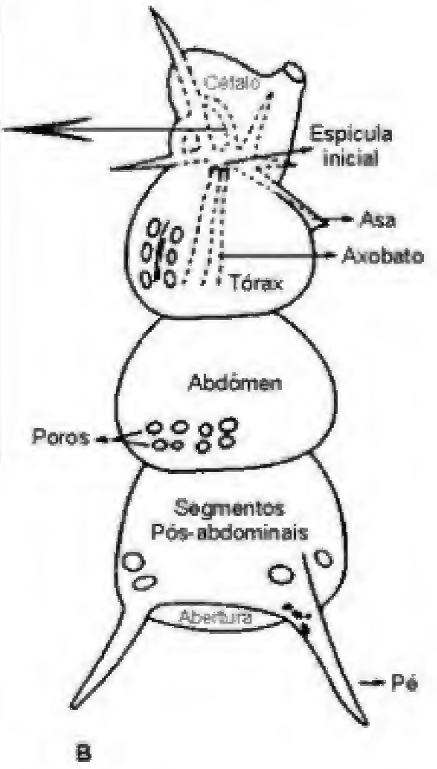
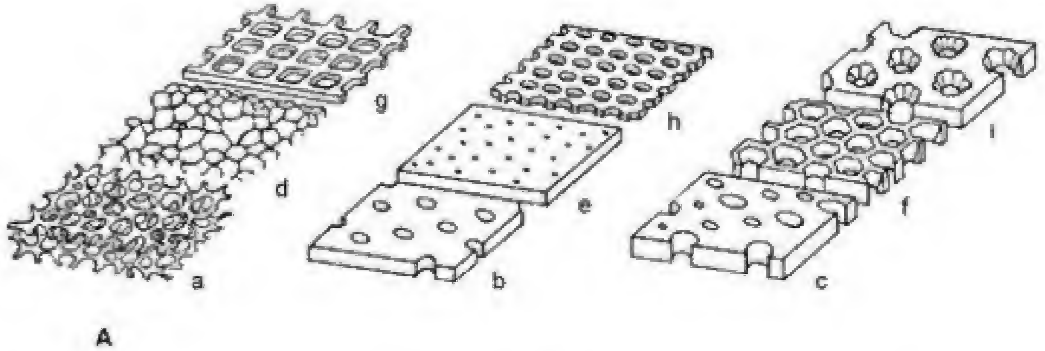

Céfalo
Espícula inicial
Asa
Axobato
Tórax
Abdômen
Poros
Segmentos Pós-abdominais
Abertura
Pé
B

Figura 5.3 (A) Espícula inicial de Nassellaria. (B) Morfologia esqueletal básica de Nassellaria. Modificados de Cachon *et alii* (1990).


g
h
i
d
e
f
a
b
c
A

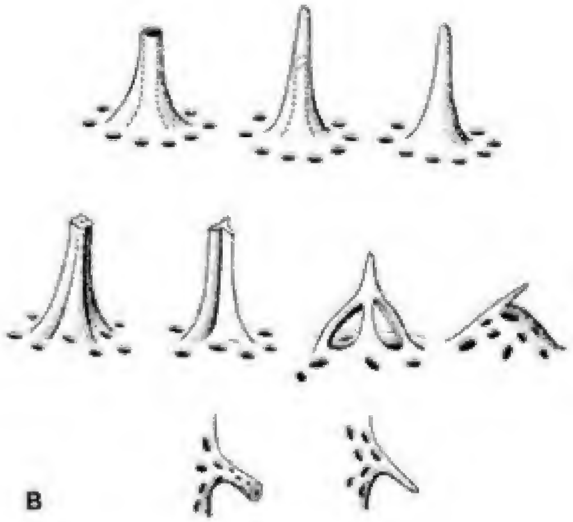


Figura 5.4 (A) Tipos diversos de paredes que constituem o esqueleto dos radiolários Polycystina: **treliçada** (f,g,h,i), **esponjosa** (a,d), **placa perfurada** (b,c,e). (B) Tipos diversos de espinhos de radiolários Polycystina. Modificados de Schaaf (1984).

A forma e o arranjo dos poros, sua ornamentação e a relação entre o seu diâmetro e a largura das barras interporos é normalmente constante para cada espécie sendo, portanto, um dos critérios adotados para a determinação taxonômica. No caso de espécies com parede esponjosa, nenhum padrão específico de poro pode ser reconhecido.

O esqueleto dos Spumellaria (figura 5.5) e Entactinaria é normalmente esférico. A forma externa dos Spumellaria varia de esférica a discoidal, podendo ser elipsoidal, espiralada ou prolongada em forma de braços esponjosos ou divididos em câmaras. Em geral apresentam várias conchas esféricas conectadas entre si através de barras radiais (duas extremidades fixas) que podem prolongar-se para o exterior da concha, originando os espinhos primários ou espinhos polares que apresentam uma extremidade fixa e a outra livre (figura 5.4B). Os espinhos não suportados por barras são chamados de espinhos secundários. A esfera mais interna é denominada microsfera. As demais esferas internas são referidas como conchas medulares e as externas, como conchas corticais.

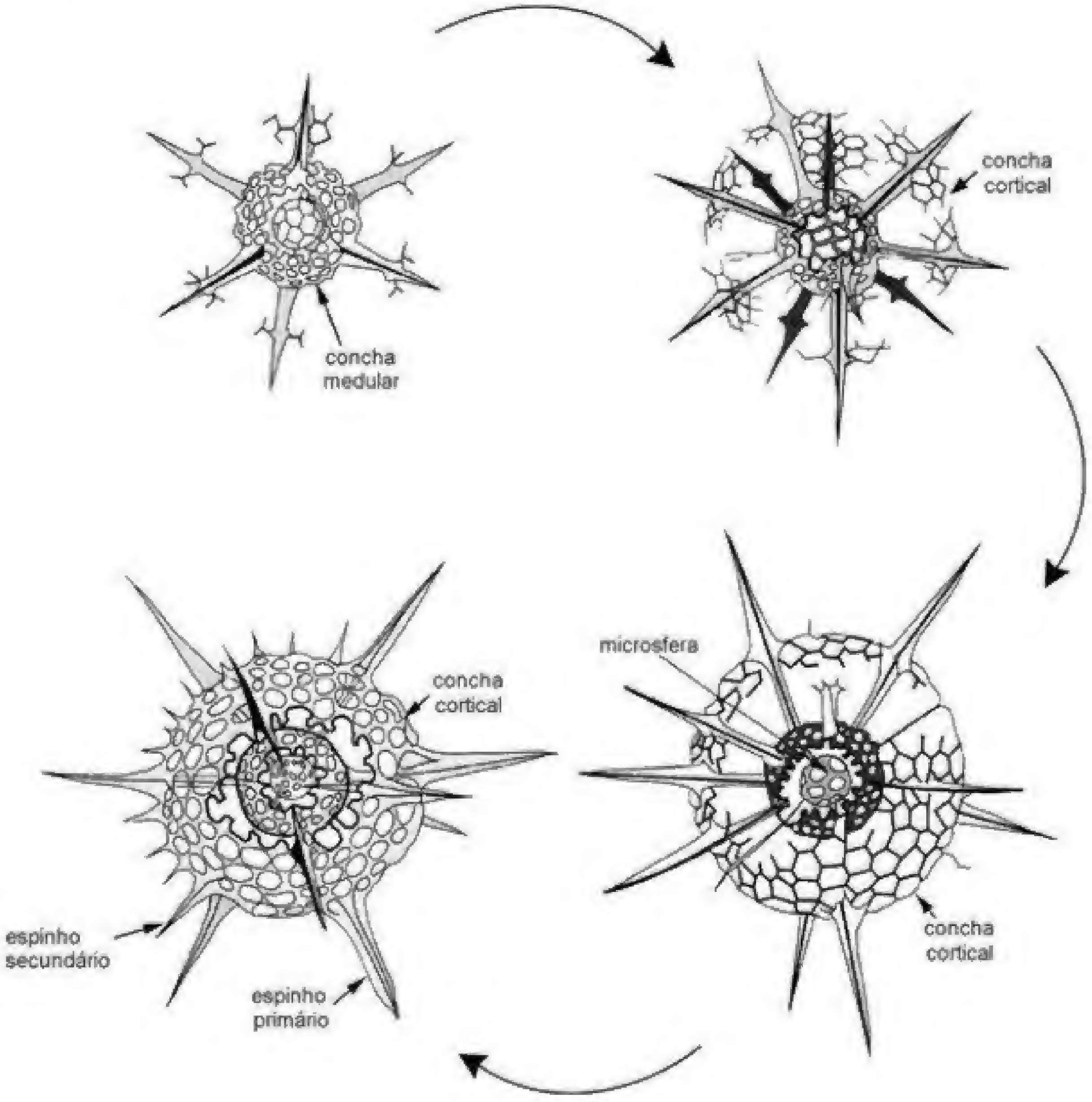


Figura 5.5 Etapas de crescimento do esqueleto de radiolários da ordem Spumellaria. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

A estrutura esqueletal e a terminologia dos esqueletos dos Nassellaria (figura 5.3A, B e figura 5.6) são ainda mais complexas. Apresentam simetria bilateral, normalmente originando formas cônicas e segmentadas. O céfalo, único ou menor segmento do esqueleto, pode ser esférico, subesférico ou alongado, com ou sem espinhos e tubos, perfurado ou não. No seu interior fica localizada a espícula inicial, característica distintiva dos Nassellaria. A espícula inicial (figura 5.4A) é formada por uma barra mediana (BM), espinhos ímpares: apical (A), dorsal (D) e ventral (V), além de espinhos pares: espinhos laterais primários (L), espinhos laterais secundários (l) e, em alguns casos, um espinho ramificado, o axobato. Alguns espinhos podem unir-se nas extremidades e formar arcos ou anéis, dividindo o céfalo em unidades menores denominadas lobos cefálicos.

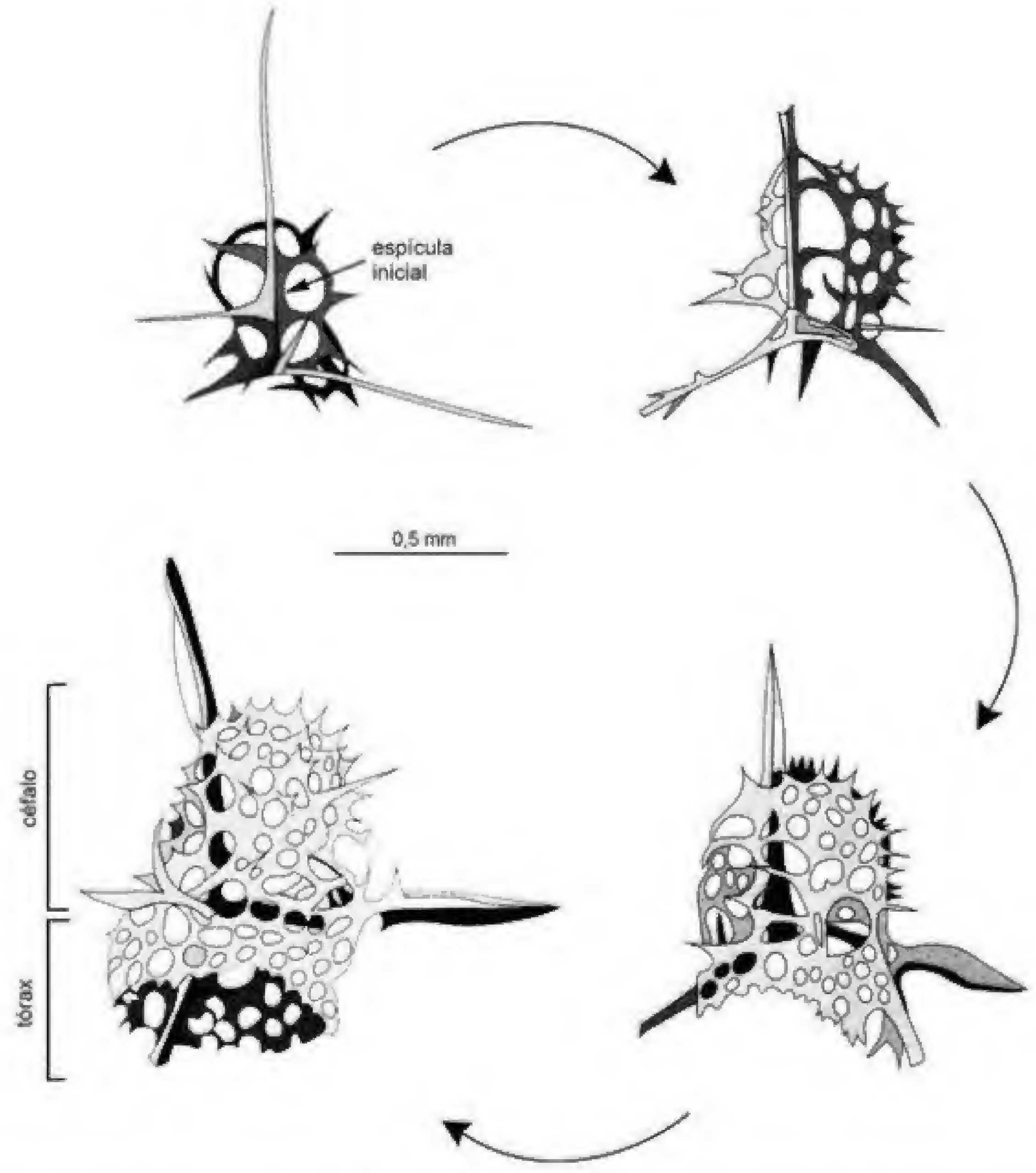


Figura 5.6 Etapas de crescimento do esqueleto de radiolários da ordem Nassellaria. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

Entre o céfalo e o segundo segmento, o tórax, está localizada a constrição colar. O terceiro segmento, o abdômen, está separado do tórax através da constrição lombar. Todos os demais segmentos são denominados pós-abdominais. O segmento terminal pode apresentar uma abertura ou tubo basal não perfurado, com pequenas projeções ou dentes terminais. Espinhos projetando-se do tórax são denominados asas, enquanto que projeções a partir da parte distal do tórax, ou de qualquer segmento subsequente, são referidos como pés. A morfologia externa dos diversos segmentos ou do esqueleto completo tem importância taxonômica, assim como o tamanho, forma e distribuição geométrica dos poros nos segmentos.

Classificação

O sistema de classificação atual para radiolários Polycystina foi apresentado por De Wever *et alii* (2001) e inclui sete ordens: Archaeospicularia, Albaillellaria, Latentifistularia, Spumellaria, Collodaria, Entactinaria, e Nassellaria (figura 5.7).

Subclasse Radiolaria

A. Superordem Polycystina

Ordem Archaeospicularia (figura 5.7A)
(Cambriano Médio–Siluriano)

Radiolários cujo esqueleto consiste de um número indefinido de espículas de vários tipos, arranjadas em torno da cápsula central. As espículas podem estar isoladas, entrelaçadas ou fusionadas para formar uma concha esférica mais ou menos perfeita.

Ordem Albaillellaria (figura 5.7B)
(Siluriano–Permiano)

Radiolários bilateralmente simétricos, caracterizados por um esqueleto inicial constituído por três barras interconectadas: duas barras curvas e uma reta, formando um triângulo.

Ordem Latentifistularia (figura 5.7C)
(Carbonífero–Permiano)

Radiolários com um esqueleto inicial composto por uma microesfera central, oca, globular, heteropolar, com uma espícula deslocada do centro, que apresenta três, quatro ou mais espinhos. A concha cortical apresenta três ou quatro braços desenvolvidos ao longo dos espinhos do esqueleto inicial, ou é triangular, tetraédrica ou globular, e composta de uma rede mais ou menos uniforme, disposta em diversas camadas ou em espirais.

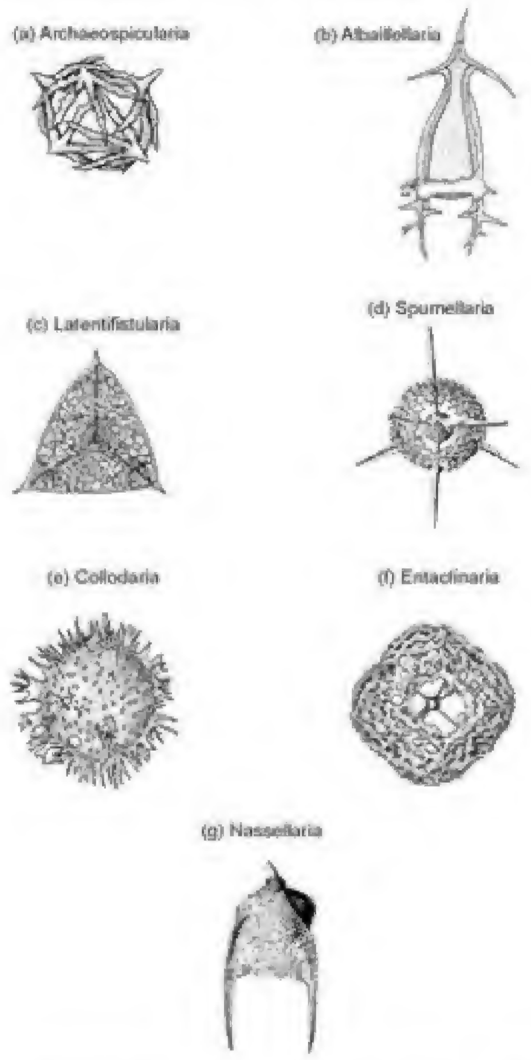


Figura 5.7 Morfologia básica de representantes das sete ordens de radiolários Polycystina. Modificado de De Wever *et alii* (2001).

Ordem Spumellaria (figura 5.7D)
(Ordoviciano–Recente)

Radiolários normalmente solitários, excepcionalmente coloniais, com cápsula central simples, totalmente perfurada por numerosos poros de diâmetro reduzido. O esqueleto, sem espícula inicial, pode ser elipsoidal, em forma de disco ou lenticular, treliçado ou esponjoso, disposto de forma irregular, concêntrica, ou em espiral. A primeira concha é geralmente homopolar.

Ordem Collodaria (figura 5.7E)

Polycystina solitários ou coloniais, grandes. Com ou sem esqueleto formado por espículas isoladas.

Ordem Entactinaria (figura 5.7F)
(Ordoviciano–Recente)

Esqueleto inicial formado por uma espícula com um número variável de espinhos surgindo das duas extremidades da barra mediana ou a partir de um ponto central. Espinhos iguais ou desiguais, dispostos segundo padrões variados e normalmente separados em um grupo apical e um grupo basal. Concha normalmente presente, treliçada ou esponjosa, ou com uma combinação dos dois tipos; quando múltipla, está normalmente disposta de forma concêntrica, nunca ao longo de um eixo. Barra mediana ou espícula localizada no interior da concha mais interna, no centro ou deslocada para próximo da parede.

Ordem Nassellaria (figura 5.7G)
(Devoniano–Recente, mas de acordo com alguns autores Triássico Inferior–Recente)

Radiolários solitários normalmente com cápsula central heteropolar, perfurada em um único polo, e com um esqueleto com um ou mais segmentos alinhados ao longo de um eixo, originado a partir de uma espícula inicial estruturalmente estável.

As primeiras descrições de Radiolaria foram publicadas no início do século XIX por Meyen (1834), a partir de organismos coletados no plâncton do Mar da China. Ehrenberg (1838) descreveu os primeiros radiolários fósseis em diatomitos do Eoceno–Oligoceno de Barbados e propôs o nome Polycystina para designá-los. Entretanto, a obra mais importante do início do estudo sobre radiolários foi desenvolvida por Ernst Haeckel e contém três volumes, 1.800 páginas e 140 estampas. Essa monografia, realizada a partir de material coletado pelo navio oceanográfico *H.M.S. Challenger*, foi publicada em 1887. Apresenta descrições de 785 espécies novas de radiolários, bem como a proposta do primeiro sistema de classificação para o grupo, baseado exclusivamente na morfologia de seus esqueletos.

Distribuição Estratigráfica

Os radiolários distribuem-se do Cambriano ao Recente. Os exemplares mais antigos foram descritos por Won & Below (1999) a partir de rochas do Cambriano Médio, coletadas em Queensland, Austrália. De acordo com os autores, os esqueletos apresentavam-se bem preservados e diversificados, consistindo de uma ou mais espículas fusionadas, sendo então associados à ordem Archaeospicularia. Os Archaeospicularia distribuem-se do Cambriano até o final do Siluriano ou possivelmente até o início do Devoniano, quando teria ocorrido a extinção da ordem.

Durante o Paleozoico, a biodiversidade de radiolários aumentou consideravelmente e já existiam representantes de todas as seis ordens de Polycystina. No Cambriano apenas a família Echidninidae (Archaeospicularia) esteve presente. Uma mudança marcante nas associações de radiolários observa-se no início do Ordoviciano, com o surgimento dos primeiros representantes da ordem Entactinaria que passam a conviver com os Archaeospicularia. Os Entactinaria podem ter evoluído a partir dos Archaeospicularia, pela redução do número de espículas até restar apenas uma espícula em torno da qual desenvolvia-se uma concha esférica. Outra mudança na composição das associações de radiolários ocorreu durante o Siluriano inferior com o surgimento dos Albaillellaria e o desaparecimento dos Archaeospicularia. É possível que os Albaillellaria também descendam dos Archaeospicularia, a partir da redução do esqueleto espicular até uma estrutura composta basicamente por três barras que se interceptam e fusionam-se em um ponto.

Os primeiros representantes dos Nassellaria surgiram no Devoniano. Eram caracterizados pela presença de uma espícula inicial típica dos nasselários, mas seus esqueletos ainda apresentavam algumas características dos Entactinaria. A evolução dos Nassellaria foi relativamente lenta ao longo do Paleozoico e somente durante o Triássico surgiram as principais famílias.

A última mudança na composição das associações de radiolários do Paleozoico ocorreu durante o Carbonífero inferior com o surgimento dos Latentifistularia cujo esqueleto inicial era formado por uma microsfera e uma espícula. A sua origem ainda é desconhecida, mas provavelmente deve estar relacionada a alguma forma de Entactinaria.

O surgimento dos Spumellaria no Ordoviciano Médio é questionável. É possível que os primeiros Spumellaria verdadeiros, com uma microsfera e ausência de espícula interna, tenham surgido somente no final do Permiano. No entanto, muitas das formas esféricas de radiolários, previamente consideradas como espumelários, ainda apresentam vestígios de uma espícula interna, característica dos Entactinaria. Sendo assim, é provável que os Spumellaria tenham surgido somente no final do Paleozoico ou durante o Mesozoico.

No final do Paleozoico os últimos representantes das ordens Albaillellaria e Latentifistularia desapareceram totalmente. Entactinaria, Spumellaria e Nassellaria ultrapassaram as demais eras, distribuindo-se até o Recente.

No Mesozoico, as linhagens de radiolários já existentes originaram um número impressionante de novos morfotipos. Muitos outros grupos sofreram irradiação ou diversificaram-se. Possivelmente, a separação dos continentes e a formação de novos oceanos que determinaram o estabelecimento de novos padrões de circulação, contribuíram para o surgimento de novos nichos ecológicos, favorecendo a diversificação dos organismos planctônicos. Pode-se dizer que o Mesozoico foi a era mais importante para a irradiação dos radiolários.

Os radiolários foram abundantes e apresentaram ampla distribuição em todo o Cenozoico, no entanto, comparativamente, sua diversidade foi reduzida. A fauna do Paleoceno difere daquela do Cretáceo Superior sendo mais semelhante à fauna do Neógeno. As faunas de radiolários do Eoceno e Oligoceno são bastante similares às associações do Neógeno, diferindo somente no nível genérico e específico. As associações de radiolários do Cenozoico apresentam as linhagens mais bem conhecidas devido a sua ampla distribuição, abundância em perfurações efetuadas em águas profundas e seu amplo uso em bioestratigrafia.

Tafonomia

A tafonomia de radiolários (figura 5.8) será abordada em suas duas fases: bioestratinomia e diagênese, abrangendo os processos envolvidos na transferência dos restos orgânicos da biosfera para a litosfera.

A. Bioestratinomia

Abrange várias etapas: morte, necrólise, transporte e deposição.

a) Morte

A morte dos radiolários pode ocorrer devido a causas naturais, predação, ou ainda por variações ambientais. A morte natural, ao final do ciclo de vida normal dos radiolários, ocorre, em média, a partir da terceira ou quarta semana de vida, conforme foi observado em culturas de laboratório (Anderson, 1983). A morte por predação pode ter como agentes diversos organismos (foraminíferos, copépodos, vermes, entre outros). Os radiolários são também sensíveis a alterações ambientais, tais como variações na salinidade, temperatura e pH das águas. Tempestades ou chuvas fortes são muitas vezes fatais para as populações que habitam as águas superficiais. Por outro lado, as populações que vivem junto ao fundo oceânico podem ser afetadas pela redução da taxa de oxigênio dissolvido, resultante da ampliação da zona de oxigênio mínimo.

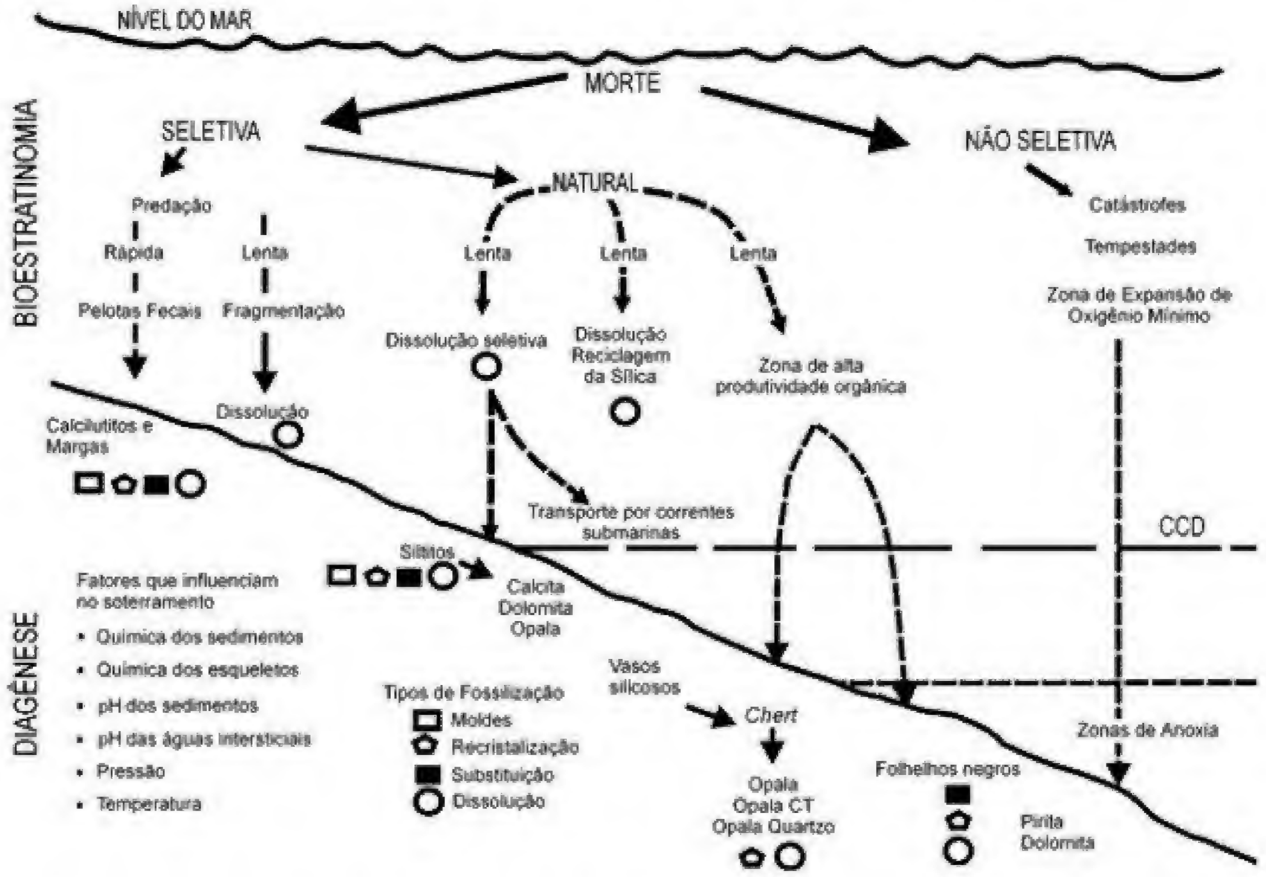

NÍVEL DO MAR
MORTE
BIOESTRATINOMIA
SELETIVA
NÃO SELETIVA
NATURAL
Predação
Rápida
Lenta
Pelotas Fecais
Fragmentação
Lenta
Lenta
Lenta
Dissolução seletiva
Dissolução
Reciclagem
da Sílica
Zona de alta
produtividade orgânica
Catástrofes
Tempestades
Zona de Expansão de
Oxigênio Mínimo
Calcilutitos e
Margas
Dissolução
Transporte por correntes
submarinas
CCD
Siltitos
Calcita
Dolomita
Opala
DIAGÊNESE
Fatores que influenciam
no soterramento
• Química dos sedimentos
• Química dos esqueletos
• pH dos sedimentos
• pH das águas intersticiais
• Pressão
• Temperatura
Tipos de Fossilização
Moldes
Recristalização
Substituição
Dissolução
Vasos
silicosos
Chert
Opala
Opala CT
Opala Quartzo
Folhelhos negros
Pirita
Dolomita
Zonas de Anoxia

Figura 5.8 Representação esquemática dos principais processos tafonômicos e tipos de fossilização que atuam sobre os radiolários Polycystina.

b) Transporte e deposição

Após a morte natural, a célula decompõe-se e o esqueleto perde sua proteção. Normalmente a dissolução tem início quando o esqueleto entra em contato direto com as águas oceânicas. Por outro lado, se a morte ocorreu por predação, os esqueletos podem ser fragmentados e lançados diretamente na coluna d'água pelo predador ou então podem ser ingeridos e eliminados no interior de pelotas fecais. A sedimentação através de pelotas fecais favorece a preservação, pois reduz o tempo de permanência dos esqueletos na coluna d'água, impedindo a dissolução. A partir do início da queda através da coluna d'água e até atingir o fundo oceânico, os esqueletos passam a comportar-se como uma partícula sedimentar, estando sujeitos às mesmas leis que regem a deposição de sedimentos.

Os esqueletos podem ser deslocados verticalmente até o substrato ou transportados horizontalmente pela ação das correntes marinhas por centenas ou milhares de quilômetros. Dessa forma explica-se a ocorrência de elementos alóctones em muitas associações.

Os radiolários possuem zona preferencial de dissolução (figura 5.9) em águas superficiais, em torno dos 200 m superiores da lâmina d'água, mas não existe uma zona de compensação da sílica onde toda a sílica é dissolvida. A taxa de dissolução dos radiolários diminui com a profundidade, ao contrário dos microfósseis carbonáticos que se dissolvem mais efetivamente em águas mais profundas.

Após a deposição e o soterramento dos esqueletos, estes passam a sofrer a ação de pressão e temperaturas mais elevadas e iniciam-se os processos diagenéticos.

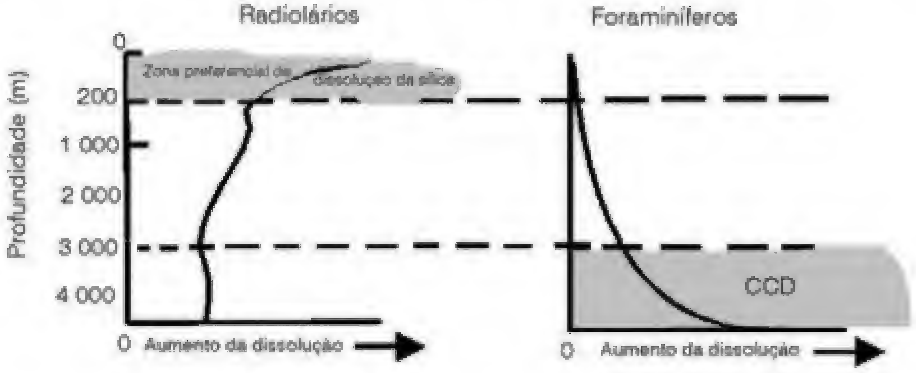


Figura 5.9 Relação entre a zona preferencial de dissolução da sílica e a zona de compensação do carbonato de cálcio (CCD). Modificado de Prothero (1990).

B. Diagênese

Corresponde ao conjunto de modificações físicas e químicas que atuam nos esqueletos após a deposição e soterramento. Estes processos pós-deposicionais tendem a modificar total ou parcialmente a composição química e mineralógica dos esqueletos, por vezes alterando suas estruturas internas e externas, resultando em diferentes graus de preservação dos esqueletos.

a) Dissolução

Além da dissolução que ocorre na coluna d'água, em função da subsaturação das águas em sílica, ela também pode ocorrer na interface água-sedimento, bem como nos sedimentos superficiais. A dissolução pode ser total ou parcial, afetando os esqueletos mais frágeis. Nesses casos, os espaços previamente ocupados pelo esqueleto dos radiolários são frequentemente preenchidos por outros minerais quimicamente mais estáveis, formando moldes dos esqueletos originais.

b) Recristalização

Ocorre a preservação do esqueleto sem alteração da composição química, mas com alteração mineralógica, com pequena ou grande variação na textura. Exemplo: radiolários recristalizados como opala CT (cristobalita-tridimita desordenada) ou quartzo. De acordo com Hein (1987), durante a diagênese, a sílica biogênica sofre diversas transformações. Em linhas gerais, inicia com uma fase instável de sílica biogênica ou opala A (sílica amorfa hidratada) alterando-se para opala A' (sílica amorfa inorgânica), após para opala CT e, por último, para a fase estável de quartzo.

c) Substituição

Ocorre a alteração da composição química e mineralógica. A sílica pode ser substituída por calcita, dolomita, pirita, zeolita, rodocrosita, clinoptilolita, esmectita, entre outros. Nas bacias marginais brasileiras frequentemente são encontrados radiolários substituídos por calcita, dolomita, pirita e zeolita. Em geral, a substituição por calcita e dolomita não preserva os detalhes estruturais do esqueleto, resultando em fósseis com baixa qualidade de preservação, ao contrário daqueles substituídos por pirita.

Preservação dos Esqueletos

A fossilização dos esqueletos silicosos dos radiolários depende de diversos fatores que atuam ao longo de todo o processo tafonômico. A preservação é favorecida nas seguintes condições:

- **zonas de alta produtividade orgânica:** nessas áreas observa-se grande abundância de organismos. Após a morte, tem início a dissolução dos esqueletos silicosos. Isso contribui para o enriquecimento inicial das águas em SiO_2, tornando-as menos corrosivas Dessa forma, um grande número de exemplares é sedimentado sem sofrer dissolução;
- **transporte no interior de pelotas fecais:** os esqueletos transportados no interior das pelotas fecais estão protegidos do contato direto com a água do mar, evitando dessa forma a sua dissolução;

- **profundidades abaixo de 200 m:** a zona preferencial de dissolução da sílica localiza-se aproximadamente nessa profundidade, abaixo da qual a preservação dos esqueletos é favorecida;
- **dissolução seletiva:** os esqueletos mais robustos e com paredes mais espessas possuem maior potencial de preservação que os esqueletos mais frágeis;
- **zonas de anoxia:** nessas zonas há uma redução do pH, o que resulta na diminuição da solubilidade da sílica. Essas condições favorecem a preservação dos esqueletos silicosos, ao mesmo tempo em que intensificam a dissolução dos esqueletos carbonáticos. Bjørklund & De Ruiter (1987) relacionam a ocorrência de radiolários bem preservados com ambientes anóxicos.

Depósitos Silicosos

O acúmulo dos esqueletos de radiolários pode formar extensos depósitos silicosos com graus de litificação diversos, tais como vasas silicosas, radiolaritos, diatomitos e ftanitos. Antigamente associava-se a gênese desses depósitos com o vulcanismo submarino, pois em muitas ocorrências havia registro de atividade vulcânica em área próxima. No entanto, é provável tratar-se de simples coincidência, uma vez que não existem depósitos silicosos nas proximidades das dorsais mesoceânicas. Atualmente relaciona-se sua origem a águas oceânicas com alta fertilidade resultante do desenvolvimento de áreas de ressurgências. Para que esses sedimentos ricos em radiolários transformem-se em radiolaritos, o fator mais importante é a abundância de nutrientes e a consequente alta bioprodutividade (De Wever *et alii*, 1994). Secundariamente, fatores que reduzam ou impeçam a dissolução, além de processos que ocorrem durante a diagênese, também contribuem para a formação dos radiolaritos. É possível que a sílica produzida pela atividade vulcânica favoreça a preservação da opala ao enriquecer as águas locais em sílica (Racki & Cordey, 2000).

Vasas de radiolários são depósitos sedimentares inconsolidados formados por esqueletos silicosos, na proporção de 30% a 80%. Diatomitos são rochas sedimentares silicosas friáveis, consistindo especialmente de frústulas de diatomáceas marinhas com 5-15% de esqueletos de radiolários. Radiolaritos *sensu lato* são descritos como *cherts* de granulação muito fina contendo áreas claras circulares ou elípticas que representam esqueletos de radiolários recristalizados. Radiolaritos *sensu stricto* consistem de camadas de *cherts* vermelhos ou verdes, medidas em centímetros, alternando-se com camadas de folhelhos silicosos, medidas em milímetros. Ftanitos são *cherts* negros ricos em matéria orgânica, argilo-minerais ou fosfatos, cuja deposição está associada a eventos anóxicos marcados por variações importantes da fauna.

Os radiolários, portanto, podem ser encontrados em diversos tipos de sedimentos e rochas silicosas de granulação fina, bem como em rochas carbonáticas (calcários, margas e folhelhos). Também já foram registrados em concreções carbonáticas e nódulos fosfáticos.

Aplicações

A. Paleoecologia e Paleoceanografia

Os radiolários são excelentes indicadores de ambiente marinho, apresentando diversas associações de espécies características para massas d'água específicas. São utilizados na determinação de paleobatimetria, paleotemperatura, áreas de paleorressurgência e do alcance das paleocorrentes oceânicas (McMillen & Casey, 1978; Casey, 1993). Além disso, através de suas reconhecidas associações de espécies de águas quentes e frias, pode-se determinar migrações das frentes polares para o norte e para o sul. Eventos de anoxia foram inferidos a partir da observação de períodos de radiação e extinção de grupos de espécies, relacionados à variação da composição quantitativa das assembleias de radiolários, ocasionada pela expansão da zona de oxigênio mínimo (Thurow, 1986; Erbacher *et alii*, 1996; Souza, 2006).

B. Tectônica e Análise de Bacias

Os radiolaritos apresentam grande importância para reconstruções paleogeográficas devido ao seu significado batimétrico e sua frequente associação com ofiolitos. São utilizados para datar crostas oceânicas antigas e para a construção de modelos geodinâmicos. São excelentes marcadores para a reconstituição da gênese, subsidência e evolução de margens continentais antigas. Pesquisas detalhadas com radiolários em *cherts* de terrenos complexos da Austrália, América do Norte e Japão têm contribuído muito para a compreensão da geologia e tectônica desses países (Aitchison & Flood, 1990; Blake, 2000; Kishida & Hisada, 1986, respectivamente).

C. Geologia Exploratória

Os radiolários são aplicados também à geologia do petróleo (Nakaseko, 1960; Blueford & Murchey,1993) sendo utilizados para datação relativa de rochas, e como marcadores de bioeventos para correlações locais e regionais entre depósitos de águas profundas, onde os microfósseis carbonáticos raramente são preservados. Além disso, são excelentes indicadores paleobatimétricos e na estratigrafia de sequências marcam episódios de inundação máxima. Na exploração mineral, há registros da utilização de radiolários para a identificação e acompanhamento da continuidade e extensão de mineralizações a ouro em camadas de rochas extremamente falhadas e, portanto, de difícil reconhecimento pelos métodos geológicos tradicionais (Mihalynuk & Cordey, 1997).

D. Bioestratigrafia

Radiolários constituem um dos poucos grupos de organismos microplanctônicos que possuem um longo registro geológico, ocorrendo durante todo o Fanerozoico (Cambriano ao Recente). Além disso, apresentam ampla distribuição geográfica e um grande número de espécies (tanto fósseis como atuais) e sua deposição não é limitada pela profundidade. A partir de trabalhos de Riedel (1952, 1953) ficou evidenciado que os radiolários sofreram evolução relativamente rápida ao longo do tempo geológico. Isso possibilitou o reconhecimento de diversas espécies-guia a partir das quais foram propostos detalhados biozoneamentos ao longo do Fanerozoico, nas mais diversas áreas geográficas (Sanfilippo & Riedel, 1985).

Ocorrência de Radiolários nas Bacias Brasileiras e da América do Sul

Sínteses sobre a ocorrência de radiolários nas bacias sul-americanas e brasileiras foram apresentadas por Eilert & Pujana (2000) e Eilert (2001a), respectivamente.

Foram registradas ocorrências em rochas do Jurássico e Eoceno da Argentina, do Cretáceo Superior da Venezuela e da Colômbia, do Cenozóico do Peru, do limite Cretáceo–Terciário, do Cenozóico do Chile, do Cretáceo–Paleógeno do Equador.

No Brasil os radiolários foram encontrados na Bacia de Pelotas (Pleistoceno–Holoceno – Kotzian, 1984; Kotzian & Eilert,1985; Eilert, 1985, 1988; Kotzian *et alii*, 1987; Baecker-Fauth & Lemos, 2001); Bacia de Campos (Cretáceo médio e Superior – Kotzian & Eilert, 1987; Strohschoen, 1995); Bacia Sanfranciscana (Cretáceo Inferior e médio – Kattah, 1992; Souza, 1993; Dias-Brito *et alii*, 1999); bacias de Barreirinhas, Cassiporé, Espírito Santo e Santos (Cretáceo médio – Dias-Brito, 1995); Bacia do Ceará (Cretáceo médio – Souza, 1995); Bacia de Sergipe-Alagoas (Cretáceo médio – Koutsoukos & Hart, 1990; Baecker-Fauth & Koutsoukos, 2002); Bacia de Santos (Cretáceo Superior – Eilert, 2001b; Eilert *et alii*, 2010); Bacia de Barreirinhas e Pará-Maranhão (Cretáceo Superior – Souza, 2006); Bacia do Espírito Santo (Paleógeno – Eilert *et alii*, 2007, 2008); Espírito Santo e Pelotas (Cretáceo superior e Paleoceno – Fidalgo *et alii*, 2009).

Na maior parte destes trabalhos os radiolários foram aplicados em estudos bioestratigráficos, paleoecológicos, paleoceanográficos e diagenéticos. Além disso, bioeventos associados a vulcanismo foram identificados com base nesses microfósseis. Em todos esses aspectos ressalta-se a contribuição dos radiolários para a ampliação do conhecimento sobre a evolução geológica do oceano Atlântico Sul e das bacias marginais brasileiras.

A descoberta de radiolários em delgadas camadas de *chert* do Cretáceo Inferior e médio da Bacia do São Francisco (MG), ainda é tema de debate entre micropaleontólogos e estratígrafos, pois representa uma sólida evidência de ambiente deposicional marinho na bacia, até então considerada como essencialmente continental.

Exemplos de espécies de radiolários encontradas nas bacias brasileiras podem ser observadas nas figuras 5.2 e 5.10.

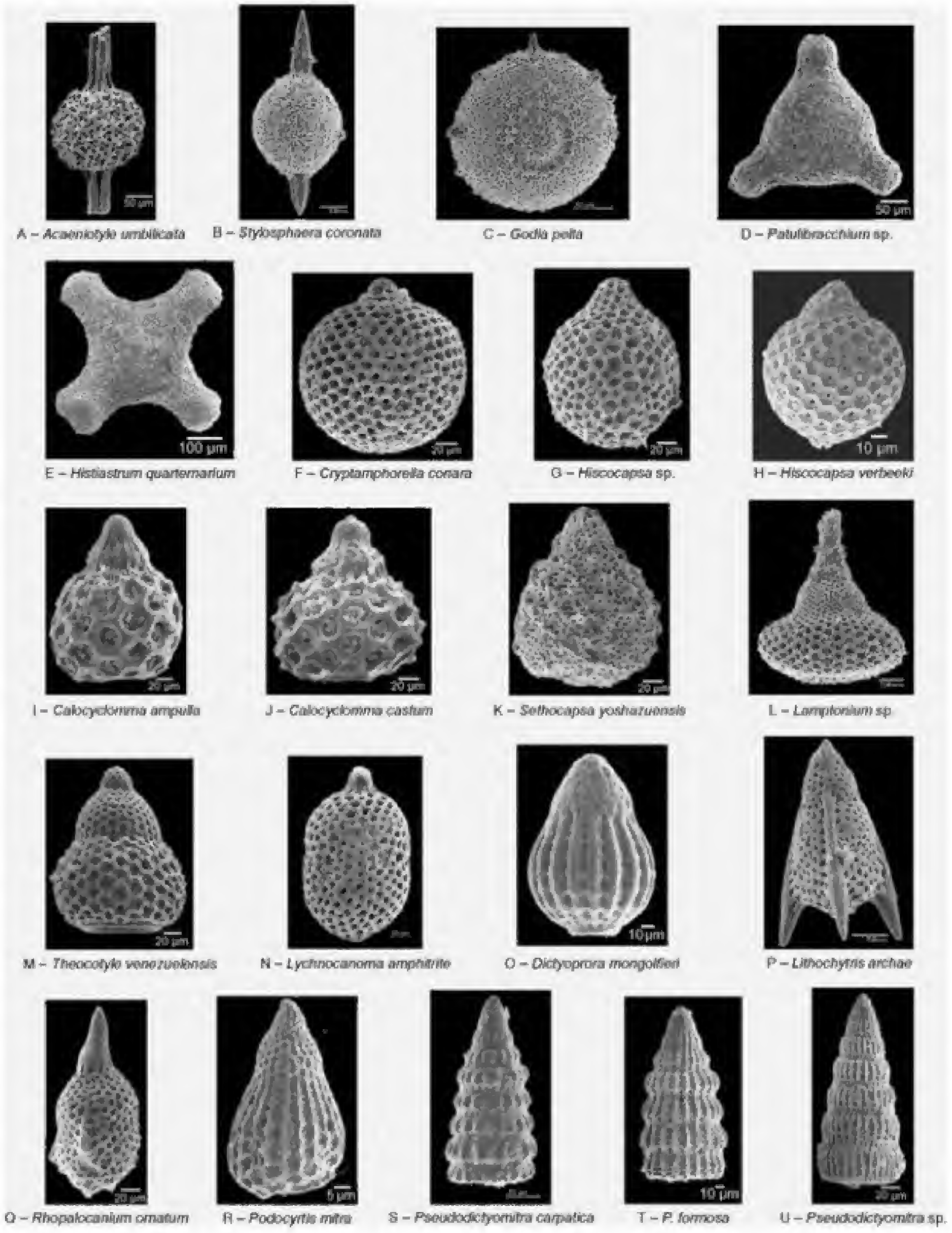

50 µm
A – *Acaeniotyle umbilicata*
B – *Stylosphaera coronata*
C – *Godia pelta*
50 µm
D – *Patulibracchium* sp.
100 µm
E – *Histiastrum quarternarium*
20 µm
F – *Cryptamphorella conara*
20 µm
G – *Hiscocapsa* sp.
10 µm
H – *Hiscocapsa verbeeki*
20 µm
I – *Calocyclomma ampulla*
20 µm
J – *Calocyclomma castum*
20 µm
K – *Sethocapsa yoshazuensis*
L – *Lamptonium* sp
20 µm
M – *Theocotyle venezuelensis*
N – *Lychnocanoma amphitrite*
10 µm
O – *Dictyoprora mongolfieri*
P – *Lithochytris archae*
20 µm
Q – *Rhopalocanium ornatum*
5 µm
R – *Podocyrtis mitra*
S – *Pseudodictyomitra carpatica*
10 µm
T – *P. formosa*
20 µm
U – *Pseudodictyomitra* sp.

Figura 5.10 Exemplos de espécies de radiolários encontrados nas bacias marginais brasileiras: (A, F, U) Cretáceo da Bacia de Sergipe.(B, D, E, G, I, J, L, M, N, P, Q) Paleógeno da Bacia de Santos. (C, H, K, S, T) Cretáceo da Bacia de Santos. (O, R) Paleógeno da Bacia do Espírito Santo.

Referências

AITCHISON, J. C. & FLOOD, P. 1990. Early Carboniferous radiolarian age constrain the timing of sedimentation within the Anaiwan terrane, New England orogen, eastern Australia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, *89*(1): 1-19.

ANDERSON, O. R. 1983. *Radiolaria*. Springer, New York, 355 p.

BAECKER FAUTH, S. & LEMOS, V. B. 2001. O gênero *Stylatractus* Haeckel, 1887 (RADIOLARIA) em sedimentos do Pleistoceno superior – Holoceno da Margem Continental do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, *28*: 263-271.

BAECKER FAUTH, S. & KOUTSOUKOS, E. A. M. 2002. Os fósseis da bacia de Sergipe-Alagoas: os radiolários. *Phoenix*, *37*: 1-2.

BAECKER FAUTH, S.; FAUTH, G.; KOUTSOUKOS, E. A. M. 2007. Danian radiolarians from the Poty Quarry (PE), NE Brazil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 20, Búzios, RJ, *Anais*, p. 87.

BJØRKLUND, K. R. & De RUITER, R. 1987. Radiolarian preservation in eastern Mediterranean anoxic sediments. *Marine Geology*, *75*: 271-281.

BLAKE, M. C. Jr. 2000. The role of radiolarian biostratigraphy in evolving plate tectonics models for the Franciscan Complex of North America. *In*: MEETING OF THE INTERNATIONAL ASSOCIATION OF RADIOLARIAN PALEONTOLOGISTS, 9. Blairsden, California. *Abstracts*, p. 18.

BLUEFORD, J. & MURCHEY, B. 1993. Radiolaria in giant and subgiant fields of Asia, *Special Publication*, n.6, Nazarov Memorial Volume. Micropaleontology Press, Washington, D.C., 200 p.

CACHON, J. C.; CACHON, M. & ESTEP, K. W. 1990. Phylum Actinopoda. Classes Polycystina (= Radiolaria) and Phaeodaria. *In*: MARGULIS, L.; CORLISS, J. O.; MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. J. (eds.). *Handbook of Protoctista*. Jones and Bartlett Publishers, Boston, p. 334-379.

CASEY, R. E. 1993. Radiolaria. *In*: LIPPS, J. H. (ed.). *Fossil Prokaryotes and Protists*. Blackwell, Cambridge, p. 249-322.

DE WEVER, P.; AZEMA, J. & FOURCADE, E. 1994. Radiolaires et radiolarites production primaire, diagènese et paléogéographie. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration – Production Elf Aquitaine*, *18*(1): 315-379.

DE WEVER, P.; DUMITRICA, P.; CAULET, J. P.; NIGRINI, C. & CARIDROIT, M. 2001. *Radiolarians in the sedimentary record*. Gordon and Breach Science Publishers, Amsterdam, 533 p.

DIAS-BRITO, D. 1995. *Calcisferas e microfácies em rochas carbonáticas pelágicas mesocretáceas*. Tese de Doutorado. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 688 p.

DIAS-BRITO, D.; PESSAGNO, Jr. & CASTRO, J. C. 1999. Novas considerações cronoestratigráficas sobre o silexito a radiolários do sul da Bacia Sanfranciscana, Brasil, e a ocorrência de foraminíferos planctônicos nestes depósitos. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 5, UNESP, Rio Claro, *Boletim*, p. 567-575.

EILERT, V. P. 1985. Ocorrência de Polycystina (Protozoa,Radiolaria) antárticos e subantárticos em sedimentos superficiais do Atlântico Sudoeste (31°-35° S; 45°-54° W). *Pesquisas*, *17*: 151-67.

EILERT, V. P. 1988. *Radiolários Polycystina (Família Collosphaeridae) em sedimentos pleisto-holocênicos da Margem Continental Sul-brasileira. Sistemática, Considerações gerais sobre Ecologia, Paleoecologia, Distribuição Geográfica e Geológica*. Dissertação de Mestrado, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 219 p.

EILERT, V. P. 2001a. Polycystine radiolarians in Brazilian sedimentary basins: a synthesis on the current status. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *2*: 7-19.

EILERT, V. M. P. 2001b. Bioestratigrafia com base em Radiolários do Cretáceo Superior na Bacia de Santos – Resultados Preliminares. *In*: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO SUDESTE, 7, Rio de Janeiro, *Boletim de Resumos*, p. 118.

EILERT, V. P. & PUJANA, I. 2000. Radiolaria occurrences in South American sedimentary basins: a synthesis on the current status. *In*: MEETING OF THE INTERNATIONAL ASSOCIATION OF RADIOLARIAN PALEONTOLOGISTS, 9, BLAIRSDEN, CALIFORNIA, ABSTRACTS, p. 84.

EILERT, V. M. P.; PASSOS, N. Z. G. & ARAÚJO, P. 2007. Pioneer Investigations on Paleogene Radiolarians as useful tools for the study of dep-water sequences in the eastern brazilian margin basins. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 20, Búzios, RJ, *Anais*, p. 240.

EILERT, V. M. P.; BENEDICTO JR., R. M. M.; FIDALGO, T. S. L.; BRAGA, D. D. & VIVERS, M. C. 2008. Radiolários do Intervalo Cretáceo Paleógeno em depósitos de águas profundas na Bacia do Espírito Santo. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 44, Curitiba, PR, *Anais*, p. 930.

EILERT, V. P.; CARREIRA, V. R.; LAMM, F.; FIDALGO, T. S. L.; VIVIERS, M. C. 2010. Investigação sobre a influência dos eventos climáticos globais do Paleógeno em associações de radiolários na Bacia de Santos, Margem Continental Leste Brasileira. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 45, Belém, PA. *Anais*, PAP1732.pdf.

EHRENBERG, C. 1838. Über die Bildung der Kreidefellsen und des Kreidemergels durch unsichtbare Organismen. *Konigliche Akademie der Wissenschaften zu Berlin Abhandlungen*, p. 59-147.

ERBACHER, J.; THUROW, J. & LITTKE, R. 1996. Evolution patterns of Radiolaria and organic matter variations: a new approach to identify sea level changes in mid-Cretaceous pelagic environments. *Geology*, *24*(6): 499-502.

FIDALGO, T. S. L.; EILERT, V. P.; VIVIERS, M. C. 2009. Análise Diagenética dos Radiolários no Intervalo Cretáceo Superior (Maastrichtiano) – Paleoceno nas Bacias do Espírito Santo e Pelotas, Margem Continental Leste Brasileira. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21, Belém, PA, *Anais*, p. 34.

HAECKEL, E. 1887. Reports on the scientific results of the voyage of H.M.S (Radiolaria collected by H.M.S. Challenger) Challenger during the years 1873-1876. *In*: THOMPSON, C. W. & MURRAY, J. (eds.). *Zoology*. Johnson Reprint, New York, *18*: 1-1.803.

HEIN, J. R. 1987. Fine-grained siliceous deposits; hosts for multifarious mineral deposits. *In*: HEIN, J. R. (ed.). *Siliceous sedimentary rock-hosted ores and petroleum*. Van Nostrand Reinhold Company, New York, p. 3-9.

HOLLANDE, A. & ENJUMET, M. 1960. Cytologie, évolution et systématique des Sphaeroidés (Radiolaires). *Archives des Musée Nationale de Histoire Naturelle*, *7*(7): 1-134.

KATTAH, S. S. 1992. Novas considerações sobre o Aptiano-Albiano da Bacia Sanfranciscana. *In*: SIMPÓSIO SOBRE AS BACIAS CRETÁCICAS BRASILEIRAS, 2, Rio Claro, SP, *Resumos Expandidos*, p. 118-119.

KISHIDA, Y. & HISADA, K. 1986. Radiolarian assemblages of the Sambosan Belt in the western part of the Kanto Mountains, central Japan. Recent Progress of Research on Radiolarians and Radiolarian Terranes of Japan. *News of Osaka Micropaleontologists*, *7*: 25-34.

KOTZIAN, S. C. B. 1984 Radiolários (Polycystina) pleisto-holocênicos do testemunho T 15. Margem Continental Sul-brasileira (33° 33'S – 48° 28'W). *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, Rio de Janeiro. SBG, *Anais*, v. 3, p. 627-644.

KOTZIAN, S. C. B. & EILERT, V. P. 1985. Radiolários Polycystina (Spumellaria: Sponguridae, Spongodiscidae) cenozoicos em testemunho da Margem Continental Sul-brasileira. *Coletânea de trabalhos paleontológicos*. Brasília, DNPM. Geologia, Seção de Paleontologia e Estratigrafia, 2. Ministério das Minas e Energia. v. 27, p. 34-53.

KOTZIAN, S. C. B. & EILERT, V. P. 1987. Radiolários do Cretáceo médio na Bacia de Campos – Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, SBG, *Anais*, p. 783-796.

KOTZIAN, S. C. B.; EILERT, V. P. & RUTHNER, M. P. 1987. Nova contribuição sobre a ocorrência de radiolários Polycystina na Margem Continental do Rio Grande do Sul, Brasil. *Pesquisas*, *20*: 85-102.

KOUTSOUKOS, E. A. M. & HART, M. B. 1990. Radiolarians and diatoms from the mid-Cretaceous successions of the Sergipe Basin, Northeastern Brazil. *Journal of Micropaleontology*, *9*(1): 45-64.

McMILLEN, K. J. & CASEY, R. E. 1978. Distribution of living Polycystine in the Gulf of Mexico on Caribbean Sea, and comparison with sedimentary record. *Marine Micropaleontology*, *3*(2): 121-149.

MEYEN, F. J. F. 1834. Über das Leuchten des Meeres und Beschreibung einiger Polypen und anderer niederes Tiere. *Verhandlungen der Kaiserlichen leopoldinishen Carolinischen Akademie der Naturforscher*, *16*(1): 125-216.

MIHALYNUK, M. & CORDEY, F. 1997. Potential for Kutcho Creek volcanogenic massive sulphide mineralization in the northern Cache Creek Terrane; a progress report: British Columbia Geological Survey Branch, Victoria, B.C., Canada. *Geological fieldwork 1996; a summary of field activities and current research*, p. 157-170.

NAKASEKO, K. 1960. Applied micropaleontological research by means of radiolarian fossil in the oil bearing Tertiary, Japan. *Science Reports*, College of General Education – Osaka University, *9*: 149-185.

POPOVA, I. M. 1986. Transportation of radiolarians shells by currents (calculations based on the example of the Kuroshio). *Marine Micropaleontology*, *11*: 197-201.

PROTHERO, D. R. 1990. Clastic marine and pelagic environments. *In*: PROTHERO, D.R. (ed). *Interpreting the stratigraphic record*. Freeman, New York, p. 103-132.

RACKI, G. & CORDEY, F. 2000. Radiolarian paleoecology and radiolarites: is the present the key to the past? *Earth-Science Reviews*, *52*: 83-120.

RIEDEL, W. R. 1952. Tertiary Radiolaria in Western Pacific sediments. *Göteborgs Kungliga Vetenskapsoch Vitterhets-Samhälles Handlingar 6ª Följden*, 7, Series B, *6*(3): 1-18.

RIEDEL, W. R. 1953. Mesozoic and Late Tertiary Radiolaria of Rotti. *Journal of Paleontology*, *27*(6): 805-813.

SANFILIPPO, A. & RIEDEL, W. R. 1985. *Cretaceous Radiolaria*. *In*: BOLLI, H.M.; SAUNDERS, J.B. & PERCH-NIELSEN, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*, Cambridge University Press, p. 573-630.

SCHAAF, A. 1984. Les Radiolaires du Crétacé Inférieur et moyen: biologie et systématique. *Sciences Géologiques Mémoire*, *75*. Université Louis Pasteur, Strasbourg, 189 p.

SOUZA, V. 1993. Radiolários extraídos de rochas silicosas cretácicas da Bacia Sanfranciscana, Minas Gerais, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13 & SIMPÓSIO PALEONTOLÓGICO DO CONE SUL, 1, São Leopoldo, *Resumos*, p. 58.

SOUZA, V. 1995. *Radiolários do Cretáceo médio da Margem Equatorial Brasileira, Bacia do Ceará (sub-bacias Acaraú e Mundaú) como indicadores de possíveis eventos paleoceanográficos e paleoecológicos*. Dissertação de Mestrado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 226 p.

SOUZA, V. 2006. *Radiolários do Cretáceo médio das bacias do Pará-Maranhão e Barreirinhas, Margem Equatorial Brasileira*. Tese de Doutorado. Curso de Pós-graduação em Geociências. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 538 p.

STROHSCHOEN Jr., O. 1995. Vulcanismo e a ocorrência de radiolários no Santoniano da Bacia de Campos. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, Rio de Janeiro, *Anais*, p. 130-131.

TAKAHASHI, K. & HONJO, S. 1981. Vertical flux of Radiolaria: a taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic. *Micropaleontology*, *27*(2): 140-190.

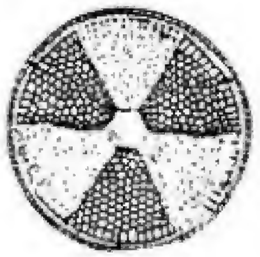
THUROW, J. 1986. An interpretation of skeletal growth patterns of some middle Cretaceous and modern radiolarians. *Micropaleontology*, *32*(4): 289-302.

WON, M. & BELOW, R. 1999. Cambrian Radiolaria from the Georgina Basin, Queensland, Australia. *Micropaleontology*, *45*(4): 325-363.

6

DIATOMÁCEAS

Carlos Eduardo Lucas Vieira



Diatomáceas são popularmente conhecidas como algas, mas esta designação, hoje em dia, não mais tem a conotação taxonômica que gozava outrora. Assim, aos serem chamadas aqui de algas, faz-se apenas uma concessão a um termo que historicamente tem sido empregado para identificar grupos de seres aquáticos fotossintetizantes, sem que, no entanto, esteja-se fazendo qualquer alusão às antigas classificações ou relações filogenéticas que lhes davam (para maiores detalhes vide tópico Classificação).

As diatomáceas formam um dos mais diversos e abundantes grupos de algas, porém, dado suas dimensões diminutas, elas eram completamente desconhecidas pelo homem até, pelo menos, o início do século XVIII, quando então, o desenvolvimento de microscópios óticos permitiu sua observação pela primeira vez na história. Desde então, diatomáceas têm suscitado fascínio e interesse no homem, quer pela sua beleza e morfologia singular, quer pela incipiente e crescente percepção de sua importância na ecologia e ciclos biogeoquímicos terrestres.

Até o presente momento, já foram registradas aproximadamente 5 500 espécies viventes e cerca de 4 500 espécies fósseis (Round *et alii*, 1990). Esta diversidade capacita-as a habitar os mais variados ambientes, razão pela qual as diatomáceas são encontradas em praticamente todos os ecossistemas da Terra. As diatomáceas são pródigas também na produção de biomassa oceânica, através de altas taxas de reprodução populacional. De fato, quando encontram condições ambientais satisfatórias, milhões de diatomáceas podem ser encontrados em poucos centímetros cúbicos de água. Estes padrões biológicos de diversidade e abundância são observados também em seu histórico paleontológico, quer através do alto número de espécies fósseis registradas, quer pelo alto número de espécimes encontrados nos depósitos.

Estas características tornam as diatomáceas um dos grupos mais bem estudados pela ciência e, como consequência, o volume de informações disponíveis sobre elas é muito grande. Por esta razão e pelo escopo do presente livro, as diatomáceas serão descritas aqui com o mínimo de informação biológica necessária para a paleontologia, mas o leitor que porventura interessar-se em expandir seus conhecimentos sobre elas encontrará nas bibliografias citadas uma base adequada para isso.

Biologia das Diatomáceas

As diatomáceas são seres eucariontes, unicelulares, com aproximadamente 10 a 200 µm de diâmetro. À exceção dos espermatozoides uniflagelados de algumas diatomáceas oogâmicas, elas não possuem flagelos (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996). Não há uma forma básica que caracterize todas as diatomáceas, uma vez que elas apresentam uma notável variabilidade morfológica, porém é possível dividi-las em padrões cêntrico ou penado de morfologia e radial ou bilateral de simetria (figura 6.1). Assim, formas tão díspares entre si quanto esféricas, cilíndricas, discoidais, elipsoidais, sigmoides, estreladas ou polígonos complexos podem ser organizadas segundo estes simples padrões de morfologia e simetria (figura 6.2). Os demais caracteres biológicos importantes para a paleontologia serão abordados separadamente nos tópicos a seguir.

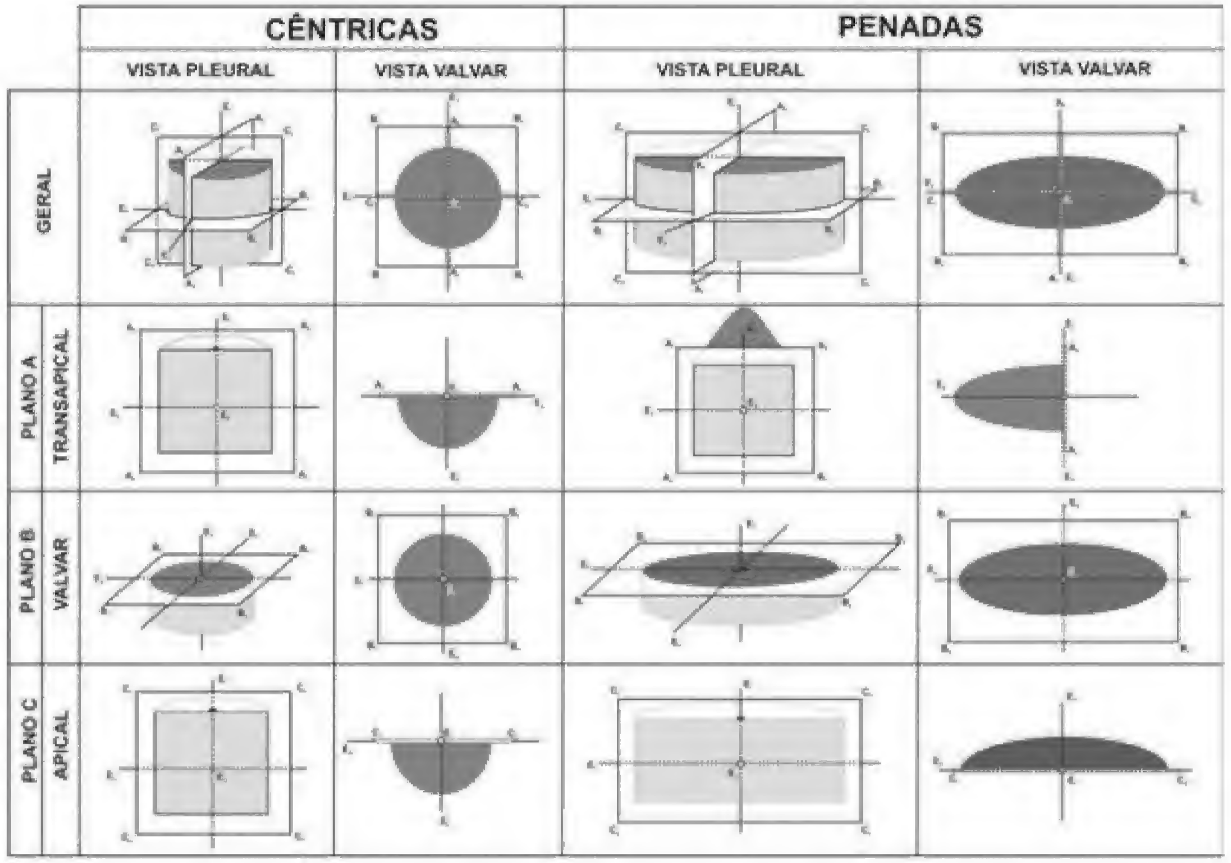

CÊNTRICAS
PENADAS
VISTA PLEURAL
VISTA VALVAR
VISTA PLEURAL
VISTA VALVAR
GERAL
PLANO A
TRANSAPICAL
PLANO B
VALVAR
PLANO C
APICAL

Figura 6.1 Padrões de Simetria em Diatomáceas Cêntricas e Penadas. Onde: E1 = eixo pervalvar, E2 = Eixo apical, E3 = Eixo transapical e A_1 a A_4 são os vértices do plano transapical, B_1 a B_4 são os vértices do plano valvar e C_1 a C_4 são os vértices do plano apical. Notar que nas cêntricas, os eixos E2 e E3 são iguais e, consequentemente, os planos apical e transapical são também iguais.

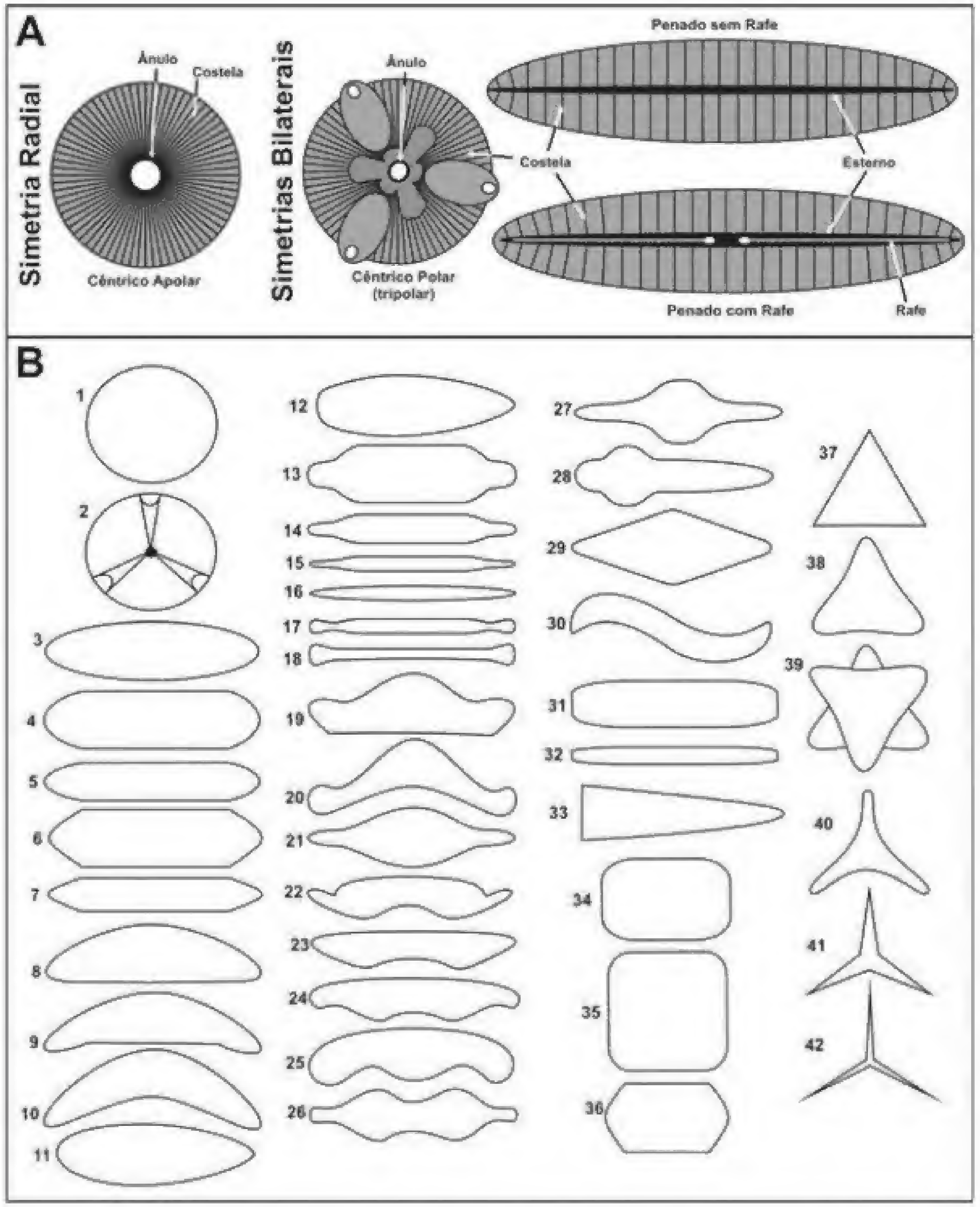

A
Simetria Radial
Ânulo
Costela
Cêntrico Apolar
Simetrias Bilaterais
Ânulo
Cêntrico Polar
(tripolar)
Penado sem Rafe
Costela
Esterno
Penado com Rafe
Rafe
B
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42

Figura 6.2 Padrões de Simetria e Morfologia em Diatomáceas. (A) Simetrias e polaridades em vista valvar. (B) Contornos em vista valvar: circular (1-2); elipsoides (3-16); bacilar (17-18); compostos (19-28), losangular (29); sigmoidal (30); retangulares (31-32), cuneiforme (33); quadrangular (34-36); triangular (37-39); estrelar (40-42). Simetria dos polos: Apolares (1-2); Isopolares (3-10, 13-27, 29-32, 34-42) e Heteropolares (11, 12, 28, 33). Simetria das margens: circulares (1-2); isobilaterais (3-7, 11-18, 21, 29-42), anisobilaterais ou dorsiventrais (8-10, 19-26). Ápices: arredondados (3-12, 19-20, 23, 25, 27, 28, 29, 30, 33, 38-40); acuminados (13-15, 21, 22, 24, 26); aciculares (16, 41, 42); constrictos (17-18), retos (31-35). Notar que algumas formas possuem mais de uma forma de ápice.

A. Protoplasma

Quanto aos seus constituintes internos (protoplasmáticos), as diatomáceas não diferem significativamente das demais algas unicelulares: possuem núcleo, mitocôndrias, plastídios, ribossomos, retículos, vacúolos, etc. Estas organelas não são preservadas no registro geológico, porém, plastídios e vacúolos, em particular, podem deixar sinais químicos específicos e detectáveis. Há dois tipos de plastídios nas diatomáceas: **cloroplastos** e **cromoplastos**. Cloroplastos são responsáveis pela fotossíntese e são ricos em **clorofilas** *a*, *c* e **β-caroteno**, enquanto cromoplastos são ricos em **carotenoides**, **fucoxantinas**, **diatoxantina** e outras **xantofilas**. Estes pigmentos conferem uma cor marrom-dourada às diatomáceas, daí sua antiga classificação em Chrysophyta (do grego *Khrysos*, ouro e *phyton*, planta). Já em seus vacúolos, costuma-se encontrar **óleos** como substância de reserva, bem como **leucosina**, **volutina** (Joly, 1993; Raven *et alii*, 1996; Nultsch, 2000).

Dois dos principais sinais químicos das diatomáceas deixados nas rochas após o processo diagenético são o C25 alceno e o 24-norsterol – ambos, isoprenoides altamente ramificados. Estes compostos são detectados com o auxílio de resonância magnética nuclear baseada em deutério e ^{13}C, bem como através de cromatografia gasosa. Estas assinaturas químicas são importantíssimas para a paleontologia, uma vez que permitem esclarecer fatos relacionados à origem e formação de algumas rochas e petróleos (Hallmark, 1980; Nichols *et alii*, 1993; Hsu *et alii*, 2003; Massé *et alii*, 2004; Pohnert *et alii*, 2004; Khain & Polyakova, 2008).

B. Componentes Orgânicos da Parede Celular

Os componentes orgânicos mais comuns das paredes celulares de diatomáceas são as proteínas, silafinas, poliaminas, polisacarídeos e lipídios. Algumas possuem elevadas concentrações espaciais de um polissacarídeo, suficientes para formar uma estrutura conhecida como **Diatotepum**, que confere certa resistência osmótica às paredes celulares. Em algumas delas, o diatotepum pode formar amplos espaços entre a célula e as porções inorgânicas da parede celular de diatomáceas (frústula – ver adiante). As funções específicas de cada um destes componentes orgânicos da parede celular de diatomáceas ainda não estão inteiramente compreendidas, mas sabe-se que alguns estão envolvidos diretamente com a biomineralização por sílica, outros com a morfogênese e outros ainda com a proteção dos componentes inorgânicos da parede celular contra a dissolução química (Mann, 2002).

C. Componentes Silicosos da Parede Celular: Frústula

Ao contrário de sua constituição interna, sua constituição externa é bastante distinta de todos os demais seres unicelulares. Diatomáceas possuem parede celular com alto grau de impregnação por **sílica hidratada** [$SiO_2.nH_20$], resultando em um esqueleto extracelular opalino de aparência vítrea. Radiolários, ebridianos, silicoflagelados e poríferos também biomineralizam esqueletos silicosos (Bignot, 1985), porém, as diatomáceas distinguem-se radicalmente deles pela estrutura de seus esqueletos. Tal estrutura é chamada **Frústula**. Todas as diatomáceas a possuem, algumas poucas, porém, podem perdê-las após o estabelecimento de relações endosimbióticas com dinoflagelados ou foraminíferos (Round *et alii*, 1990).

A frústula é uma estrutura silicosa formada por duas **Tecas** independentes que se encaixam perfeitamente como uma caixa com tampa ou como duas placas de petri ligeiramente diferentes em diâmetro (figura 6.3A, B e C). A teca maior é chamada de **Epiteca**, enquanto a menor é chamada de **Hipoteca** e suas respectivas formas podem ou não ser idênticas. Cada teca é formada por uma valva e um ou mais cíngulos. De modo análogo, a valva da epiteca é chamada de **Epivalva** e a da hipoteca é chamada de **Hipovalva**. As valvas possuem uma **Face** (ou **Placa**) **Valvar** e, disposto perpendicularmente ao longo de todo o perímetro desta última, um **Manto Valvar** (ou **Manto** apenas). Abaixo do manto valvar, são encontrados um ou mais **cíngulos**, chamados, similarmente, de **Epi** e **Hipocíngulo**. O(s) epicíngulo(s) sobrepõem-se parcialmente ao(s) hipocíngulo(s) e, tomados todos em seu conjunto, compõem uma faixa lateral diferenciada das valvas, conhecida como **Cinta** ou **Pleura** (figuras 6.3). As cintas são ligeiramente menos silicificados do que as valvas e, por isso, relativamente mais elásticas. Esta silicificação diferencial confere resistência contra alguns traumas mecânicos à frústula. Algumas diatomáceas possuem estreitas projeções alongadas para o interior da frústula, chamadas de **Septos** (figura 6.3C), cuja função não é ainda inteiramente conhecida (Round *et alii*, 1990; Hasle & Syvertsen, 1997; Mann, 2002; Kooistra *et alii*, 2007; Raven *et alii*, 2007).

D. Frústulas: Padrões Geométricos

Conforme visto anteriormente, há padrões morfológicos gerais que permitem organizar toda a variedade de formas de diatomáceas em poucos grupos. Estes padrões baseiam-se na geometria espacial de suas frústulas observada sob determinado ângulo. Existem dois ângulos de observações possíveis, ditos **Vista Valvar**, quando o eixo de visão do observador é perpendicular à face valvar, e **Vista Pleural** (também **Lateral** ou **Cingular**), quando o eixo de visão do observador é perpendicular à pleura. Os ângulos de visão permitem o estabelecimento de um sistema geométrico de referência que é de vital importância para o reconhecimento e distinção das diatomáceas (figura 6.1). Este sistema geométrico de referência é tridimensional e constitui-se em três eixos e três planos ortogonais entre si, definidos da seguinte maneira:

E. Eixos

Pervalvar: é o eixo que atravessa os centros de ambas as faces valvares. Equivale à altura (figura 6.1, E_1).

Apical: também chamado de **Periapical**, é o eixo que atravessa as margens opostas das faces valvares, porém, formando ângulo ortogonal ao transapical. Equivale à largura (figura 6.1, E_2).

Transapical: também chamado de **Radial**, ou ainda, **Pleural**, é o eixo que atravessa as margens opostas das faces valvares ou da cinta. Equivale ao comprimento (figura 6.1, E_3).

F. Planos

Transapical: é o plano formado pelos eixos pervalvar e transapical (figura 6.1, $A_1 - A_4$).

Valvar: é o plano formado pelos eixos transapical e apical, paralelo à face valvar (Figura 6.1, $B_1 - B_4$).

Apical: é o plano formado pelos eixos pervalvar e apical (figura 6.1, $C_1 - C_4$).

A partir deste sistema geométrico de referência é que são estabelecidos os padrões **Cêntrico** e **Penado** de morfologia, em que o primeiro aplica-se a todas aquelas cujas faces valvares apresentam contornos circulares ou muito próximos disto quando em vista valvar, enquanto o segundo aplica-se a todas aquelas de contornos alongados e/ou diferentes de circulares quando em mesma vista (figura 6.1). No padrão cêntrico, os eixos apical e transapical são idênticos ou muito próximos disto, de modo que, passam a ser chamados indistintamente de radial. O mesmo aplica-se aos planos formados por cada um deles com o eixo pervalvar (figura 6.1).

Tanto o padrão cêntrico quanto o penado já foram considerados grupos taxonômicos propriamente ditos (comumente, ordens Centrales e Penales respectivamente), esta equivalência taxonômica, porém, não é mais aceita, uma vez que análises moleculares têm demonstrado a existência de grupos com ambos os padrões (vide tópico "*Classificação*" para maiores detalhes).

A simetria das diatomáceas dependerá da quantidade de polos apresentados pelas mesmas (figura 6.2). Diatomáceas com **simetria radial** são todas aquelas de geometria cêntrica e um polo único, central. Diatomáceas com **simetria bilateral** são todas aquelas de geometria cêntrica ou penada com dois ou mais polos. Neste último caso, quando os pólos forem idênticos em tamanho e forma, diz-se que são **isopolares**, ao contrário, quando eles forem diferentes em tamanho e/ou forma, diz-se que são **heteropolares** (figura 6.2B).

G. Frústulas: Detalhes das Valvas

A biomineralização da sílica ocorre em vesículas específicas para tal função, chamadas de **Vesículas de Deposição de Sílica**, cuja membrana que lhe delimita é chamada de **Silicalema**. Nestas vesículas, a sílica disponível no ambiente como ácido ortosílico [$Si(OH)_4$] é polimerizada em sílica hidratada [$SiO_2.nH_20$], a forma passível de emprego pela célula diatomítica para a construção de sua frústula. A sílica pode variar em forma e estrutura de acordo com o componente da frústula que estiver sendo formado. A formação da frústula dá-se através da deposição desta sílica hidratada sobre a membrana plasmática (= **plasmalema**) da diatomácea.

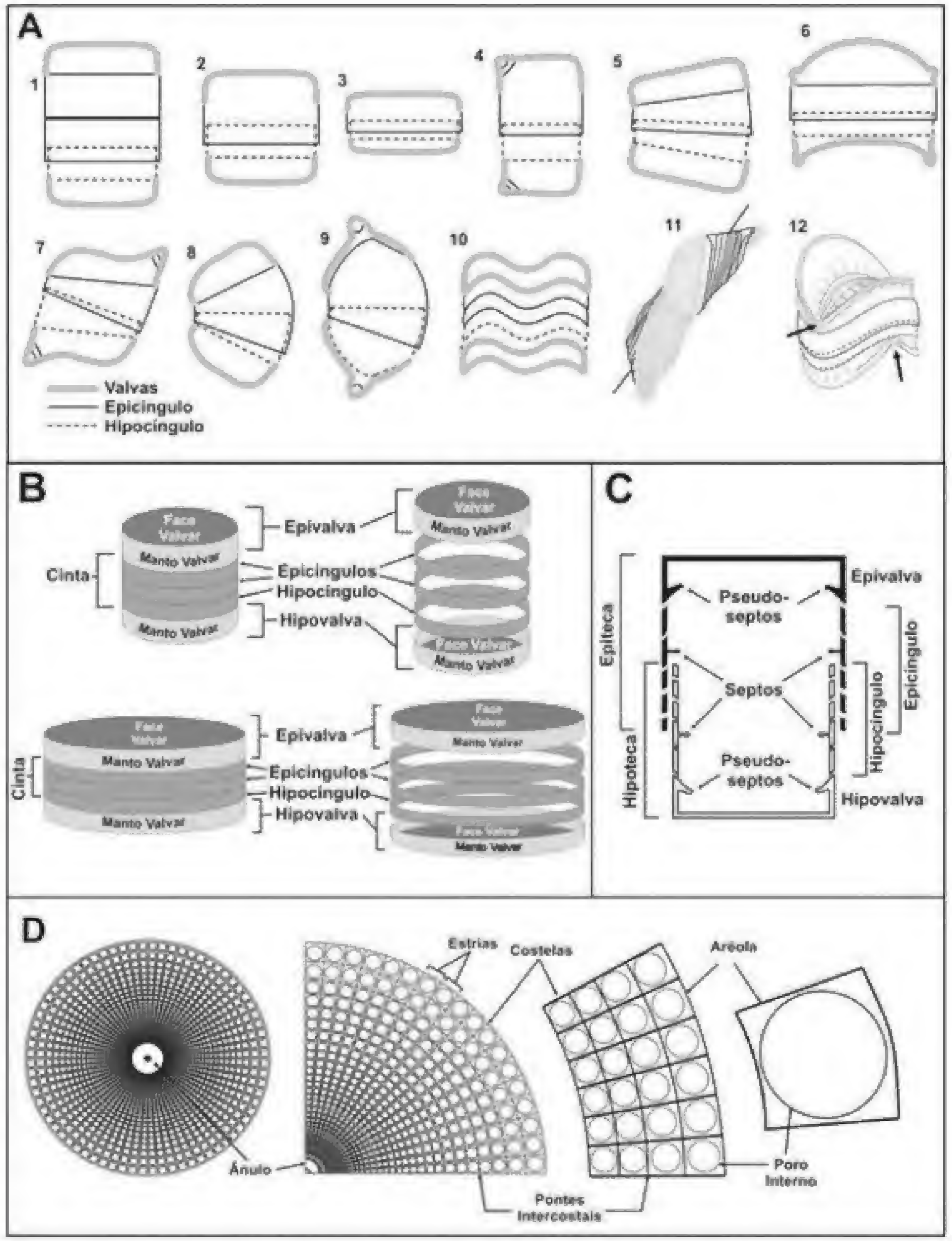


Figura 6.3 Padrões Morfológicos de Diatomáceas. (A) Contornos em vista pleural (cingular): contorno reto (1-5) ou curvo (6-12). Notar o desenvolvimento simétrico ou assimétrico de algumas valvas e/ou cintas que pode ocasionar, respectivamente, superfícies valvares paralelas (1-4) ou em ângulo (5-12), bem como a torção de outras (11-12). Adaptado de Round *et alii* (1990). (B) Vista valvar dos principais tipos; B. Vista pleural do padrão cêntrico (acima) e penado (abaixo), com suas principais partes destacadas (à direita). (C) Corte mostrando algumas das principais estruturas externas e internas (Hasle & Syvertsen, 1997). (D) Vista valvar de uma diatomácea cêntrica apolar, mostrando algumas das principais estruturas das faces valvares.

A sequência exata desta deposição varia de gênero a gênero, porém, é possível estabelecer dois padrões topológicos correspondentes aos seus dois padrões geométricos. Diatomáceas cêntricas possuem uma deposição **Radial**, ou seja, ocorre primeiramente ao longo de um círculo na região central da face valvar e, secundariamente, ao longo de raios que partem centrifugamente deste centro de origem, chamado de **Ânulo** (figuras 6.2A e 6.3D). As penadas, por sua vez, possuem deposição **Axial**, ou seja, ocorre primeiramente ao longo de um eixo longitudinal localizado no centro da face valvar e, secundariamente, ao longo de zonas transversais a este centro de origem, chamado de **Esterno** (figuras 6.2A). Em ambos os casos, os eixos secundariamente formados são chamados de **Costelas, Virgas** ou, ainda, de **Costa** (figuras 6.2A, 6.3D e 6.4A). À medida que as costelas vão se desenvolvendo, projeções silicosas lhes sobressaem lateralmente a intervalos regulares, conectando-as umas às outras e delimitando poros nos espaços intercostais. Estas projeções são chamadas de **Pontes Intercostais** ou **Viminas** e os poros assim formados, de **Aréolas** (figuras 6.3D e 6.4A). Ao conjunto de poros existente entre duas costelas sucessivas dá-se o nome de **Estria**, enquanto que, ao conjunto total de poros de uma valva dá-se o nome de **Fascículo** (Cox, 1999, figuras 6.3D e 6.4A).

A forma, tamanho e disposição das aréolas de uma dada diatomácea são relativamente constantes, mas sua quantidade varia de acordo com o desenvolvimento das valvas. Disto se depreende que estas características são importantes para a classificação das diatomáceas. As aréolas variam de vários micrômetros até 100 nanômetros de diâmetro. Algumas diatomáceas possuem estrias com uma única série linear de aréolas, enquanto outras possuem estrias multisseriadas, lineares ou não. Quanto à forma, registram-se desde aréolas circulares até poligonais (como hexagonais, por exemplo). Por fim, quanto à disposição, as aréolas podem achar-se centralizadas no espaço intercostal, restritas à vizinhança das costelas, ou espalhadas por todo espaço existente (Mann, 2002).

As aréolas podem ser inteiramente livres, ou seja, constituir-se em poros sem qualquer interrupção na comunicação entre a plasmalema e o ambiente externo, bem como oclusas, quando forem parcialmente fechadas por uma membrana porosa. As oclusões das aréolas podem ocorrer por membranas conhecidas como **Hímen**, quando forem delgadas e perfuradas por poros grandes e alongados, ou por membranas conhecidas como **Vela**, quando forem placas mais espessas e perfuradas por poros menores (figura 6.4A e B). Neste último caso, é possível ainda distinguir três tipos de velas (Sumper, 2002; Sumper & Kröger, 2004):

Cribra – placa unida às paredes da aréola por todo o seu perímetro com inúmeras perfurações circulares pequenas restritas ao seu centro.

Rotae – placa unida às paredes da aréola somente em alguns pontos através de hastes silicosas e sem qualquer perfuração em sua região central.

Volae – placa descontínua formada por projeções silicosas das paredes da aréola.

Este arranjo básico das frústulas é chamado de **Estrutura Primária** e está presente em todas as diatomáceas. Na maioria delas, entretanto, a frústula pode ser bilaminar, ou seja, apresentar uma **Estrutura Secundária**, de igual natureza (silicosa) e similar forma (figura 6.4C). A estrutura secundária pode formar-se sob ou, mais comumente, sobre a estrutura primária, o que resulta em pisos ou tetos silicosos às aréolas. Sob estas condições, eles tornam-se, então, câmaras, razão pela qual, passam a ser chamadas de **Alvéolos** ou **Lóculos**. Os alvéolos nunca são inteiramente fechados, uma vez que há hímen ou vela em seus pisos e um **Forame** (grande poro) em seus tetos a garantir comunicação entre o meio externo e interno, bem como **Janelas** nas suas paredes (ou partições) a garantir comunicação entre os alvéolos vizinhos (Round *et alii*, 1990, figura 6.4C e D).

Em diatomáceas com dois ou mais polos há uma pequena região de seus ápices em que as aréolas são significativamente menores, livres ou oclusas por velas simples. Esta região é geralmente circular e passa a ser chamada de **Campo de Poros**, quando constituir-se apenas pelos pequenos poros, de **Ocelo**, quando separada das demais aréolas da face valvar por uma costela circular que lhes englobam, ou **Pseudocelo**, quando não há tal costela e a distinção das demais aréolas da face valvar não é tão evidente. Ao grupo de aréolas dos ocelos e pseudocelos dá-se o nome de **Porelli** (figura 6.4E e F).

Inúmeras outras estruturas são também comumente encontradas nas valvas de diatomáceas, porém para fins didáticos, é suficiente citar aqui os **Grânulos**, pequenos e pontuais acúmulos maciços de sílica que podem ser encontrados espalhados pelas valvas (e mesmo cintas), bem como **Projeções** que resultam em relevos variados e polos distintos às valvas. Alguns dos tipos mais comuns de projeções são os **Espinhos** e **Setas** (figura 6.4G), ambas envolvidas com o acoplamento e conexão das valvas vizinhas de diferentes indivíduos de uma colônia (Roud *et alii*, 1990).

H. Frústulas: Detalhes das Cintas

As cintas geralmente são destruídas ou separadas das frústulas após a preparação química paleontológica das amostras, porém, quando presentes, fornecem informações valiosas para a identificação e/ou classificação das diatomáceas em questão. A principal função das cintas é envolver e proteger a célula diatomítica, bem como conferir-lhe certa liberdade para crescer.

Conforme visto, as cintas são estruturas compostas em que cada unidade é chamada de **Cíngulo**. O número de cíngulos por cinta pode ou não ser fixo de acordo com o grupo em questão e sua criação pode dar-se ao longo de todo o desenvolvimento do indivíduo ou apenas durante um estágio particular de sua ontogênese. Os cíngulos podem ser contínuos ou não. No primeiro caso, o cíngulo é único e diz-se que são **Fechados.** No segundo caso, há dois tipos de cíngulos descontínuos: **Abertos** e **Segmentados.** O cíngulo aberto constitui-se em uma banda única ligeiramente menor do que o perímetro da célula, por isso "aberto". Em alguns casos, tais cíngulos apresentam **Lígulas**, pequenas projeções das extremidades por sobre o cíngulo subjacente, à maneira de uma pequena língua. Cíngulo segmentado constitui-se em distintas e pequenas bandas (segmentos) que se encadeiam linearmente para envolver a célula diatomítica (figura 6.4H).

O primeiro cíngulo, responsável pelo contato direto entre a cinta e a valva, é chamado de **Valvocópula** (figura 6.4I e J). A conexão entre as valvocópulas e as valvas adjacentes pode se dar através de algumas estruturas especiais, dentre as quais, cabe destaque a **Fímbria**, que é uma linha de franjas protuberantes ao longo de suas margens inferiores e superiores (figura 6.4I) e as **Suturas**, que são distintas saliências de sua superfície de contato que se encaixam com as saliências de cíngulos ou valvas adjacentes, à maneira de um zíper (figura 6.4J). Geralmente os cíngulos são lisos em sua superfície, mas podem apresentar também grânulos, poros, tubos e câmaras bulbosas (**Parteeta**).

I. Frústulas: Detalhes das Rafes

Diatomáceas penadas possuem uma área hialina disposta no centro longitudinal de uma ou das duas faces valvares, cuja principal característica é a ausência de poros e ornamentações. Seu nome deve-se à menor opacidade desta área quando vista em microscopia ótica, já que a ausência dos referidos elementos lhe confere menor densidade de sílica e superfície mais plana. Variações na forma, dimensões e simetria destas áreas hialinas são também caracteres taxonômicos diagnósticos para a classificação de diatomáceas.

Algumas diatomáceas penadas possuem um complexo de estruturas do protoplasto e da parede celular chamado de **Sistema Rafe**, cuja principal estrutura é a **Rafe**, uma fenda assimétrica única ou, mais frequentemente, bipartida, disposta longitudinalmente ao longo do eixo axial central da área hialina do esterno ou, menos comumente, da área marginal do esterno ou, ainda, de fora deste (figura 6.5A-D). O sistema rafe divide a face valvar em duas metades ligeiramente assimétricas. Quando bipartida, a rafe apresenta-se como uma linha interrompida na região central do esterno, logo, compondo dois ramos separados entre si por esta mesma região. A função da rafe não é inteiramente compreendida, mas sabe-se que, em muitos casos, estão relacionadas à locomoção das diatomáceas. O esterno, por sua vez, está relacionado à proteção física da célula contra injúrias mecânicas e à capacidade de alongamento longitudinal das valvas (Mann, 2002).

Externamente, a rafe pode estar associada a costelas que lhe margeiam paralelamente, enquanto que, internamente, ela pode estar associada a **Fíbulas**, pequenas pontes silicosas dispostas a intervalos regulares entre si e que sustentam a rafe. Por vezes, as fíbulas formam canais abaixo da rafe. As extremidades da rafe podem ser retas ou mais ou menos curvas, bem como inteiras ou bifurcadas. Algumas diatomáceas penadas podem ter sua rafe parcialmente coberta em sua região apical ou central por uma estrutura conhecida como **Helictoglossa**, que é uma projeção silicosa de um dos lados da rafe por sobre o outro lado, de modo a formar uma espécie de aba plana. Algumas rafes são carenadas (figura 6.5A-D), ou seja, apresentam uma **Carena** (ou **Quilha**) que as recobrem como um telhado (Round *et alii*, 1990).

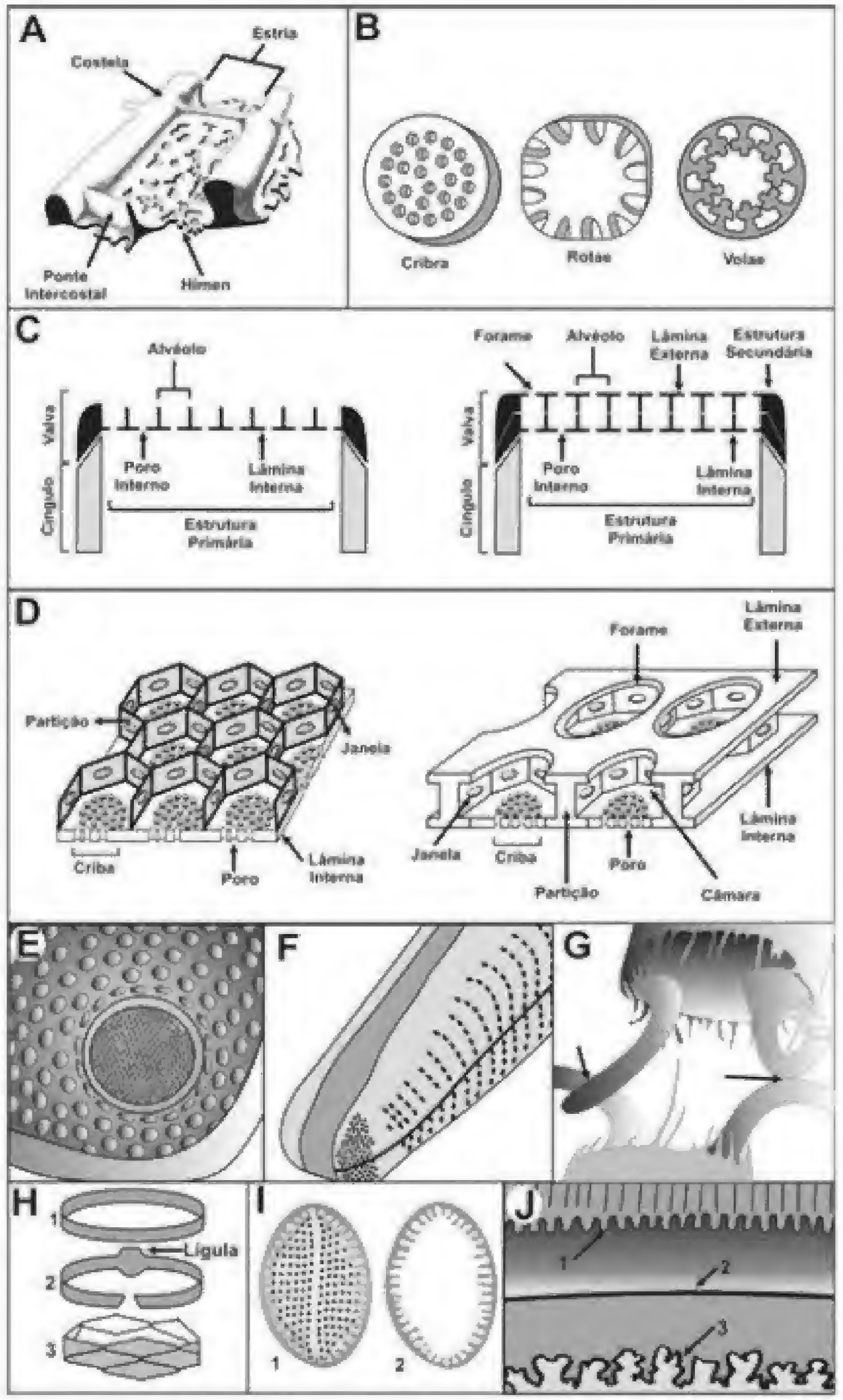


Figura 6.4 Padrões Morfológicos de Diatomáceas. (A) Detalhe de uma estria (Brasier, 1996). (B) Tipos de velas. (C) Seção transapical de uma diatomácea e algumas de suas principais estruturas morfológicas. (D) Detalhe de fascículos mostrando algumas das principais estruturas da frústula. (E) Detalhe de uma face valvar com ocelo. (F) Detalhe de uma diatomácea penada com campo de poros em sua extremidade (baseado em Round *et alii*, 1990). (G) Setas fusionadas (indicadas pelas setas em preto) de duas diatomáceas do gênero *Chaetoceros* (baseado em Round *et alii*, 1990). (H) Tipos de cíngulos (segundo Hasle & Syvertsen, 1997). (I) Valvocópula fimbriada de *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* vista em conexão à sua valva (1) ou isoladamente (2). Baseado em De Stefano *et alii* (2009). (J) Detalhe de valvocópulas suturadas (1 e 3) de dois indivíduos distintos (limitados em 2) de *Ellerbeckia arenaria* f. *arenaria*. Baseado em De Stefano *et alii* (2009).

Outro tipo de estrutura comum nas frústulas são os **Processos** (ou **Pórtulas**), verdadeiros tubos que atravessam completamente a face valvar ou o manto. Existem dois tipos básicos de processos, os **labiados**, que incluem as **Rimopórtulas**, e os **estruturados**, que incluem as **Fultopórtulas** (figura 6.5E-P), exclusivas das Thalassiosirales. As rimopórtulas são comparativamente mais simples, constituindo-se em tubos simples, sem suportes associados e com abertura interna achatada em forma de uma (raramente duas) fenda reta, ondulada ou estriada. Algumas vezes existem fendas em forma de meia-lua tangenciando as margens externas dos suportes tubulares. As fultopórtulas constituem-se em um tubo que se projeta da superfície valvar que é sustentado por dois ou mais ramos laterais (igualmente tubulares) e cuja abertura, única, é circular (Round *et alii*, 1990).

Aréolas, himens, velas, ocelos, rafes e pórtulas são responsáveis pela comunicação entre o protoplasma e o ambiente extracelular e é por eles que são excretadas **substâncias mucilaginosas** responsáveis pela captura de sílica para a formação das frústulas, bem como pelo estabelecimento de coesão entre as diatomáceas coloniais e pela ancoragem das espécies bentônicas ao substrato. Este muco é responsável também pela formação de finas camadas de matéria orgânica (geralmente polissacarídeos) interna e externamente às tecas, cuja principal função é mantê-las unidas. Quando tais camadas são desfeitas pelas preparações laboratoriais para microscopia, ou pelos processos diagenéticos, as partes integrantes das frústulas desarticulam-se, isolando-as umas das outras (Round *et alii*, 1990).

J. Ciclo de Vida

O ciclo de vida das diatomáceas é relativamente simples, constituindo-se de fases de crescimento e fases de reprodução (figura 6.6). O início, a duração e fim de cada uma destas fases variam de grupo para grupo, sendo ambientalmente determinados para alguns e geneticamente para outros. A exemplo de muitos outros protistas, as diatomáceas também apresentam uma alternância de gerações e a fase dominante é aquela caracterizada pela formação de frústulas, ou seja, a fase diploide. A fase haploide é representada pelas células isogaméticas, nas penadas, ou anisogaméticas, nas demais. Tanto o crescimento quanto a reprodução das diatomáceas requerem algumas adaptações específicas para contornar as limitações impostas pela estrutura silicosa de suas frústulas. Parte delas será vista a seguir (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996).

K. Crescimento

Via de regra, o crescimento das diatomáceas dá-se apenas ao longo de seu eixo pervalvar, muito raramente dá-se também, nas diatomáceas penadas com rafe, ao longo do eixo transapical. Neste último caso, tal crescimento é sempre inferior àquele ocorrido ao longo do eixo pervalvar o que resulta em diatomáceas mais altas do que largas e/ou compridas. A razão disto deve-se à rigidez das frústulas que, uma vez formadas, não permitem o crescimento das valvas, apenas o acréscimo de novos elementos à cinta. Este acréscimo não é, necessariamente, simétrico, ou seja, é possível que apenas epicíngulos sejam formados primeiramente. O crescimento é praticamente contínuo ao longo da vida de uma diatomácea, sendo interrompido apenas em algumas fases específicas de seu ciclo celular. Considerando-se algumas particularidades da reprodução das diatomáceas, existe também uma segunda alternativa de crescimento, via **Auxósporo**. O auxósporo é um zigoto nu, ou seja, sem frústula, que cresce até alcançar um tamanho satisfatório para a formação de novas frústulas. Maiores detalhes sobre este processo serão vistos no tópico seguinte (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996; Mann, 2002).

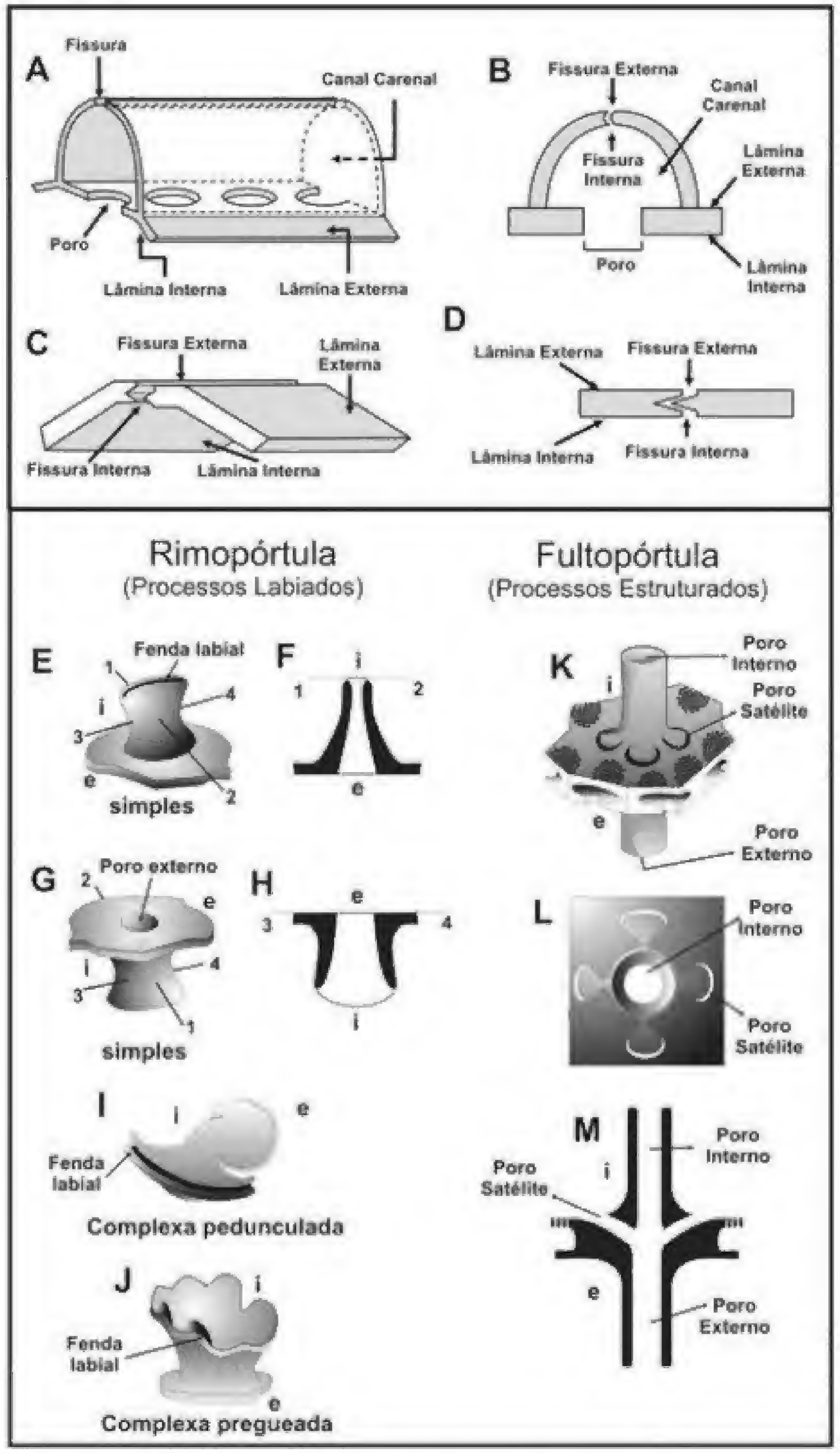

A
Fissura
Canal Carenal
Poro
Lâmina Interna
Lâmina Externa
B
Fissura Externa
Canal Carenal
Fissura Interna
Lâmina Externa
Poro
Lâmina Interna
C
Fissura Externa
Lâmina Externa
Fissura Interna
Lâmina Interna
D
Lâmina Externa
Fissura Externa
Lâmina Interna
Fissura Interna
Rimopórtula
(Processos Labiados)
Fultopórtula
(Processos Estruturados)
E
Fenda labial
1
i
4
3
e
2
simples
F
i
1
2
e
G
Poro externo
2
e
i
4
3
1
simples
H
e
3
4
i
I
i
e
Fenda labial
Complexa pedunculada
J
i
Fenda labial
e
Complexa pregueada
K
i
Poro Interno
Poro Satélite
e
Poro Externo
L
Poro Interno
Poro Satélite
M
i
Poro Interno
Poro Satélite
e
Poro Externo

Figura 6.5 Padrões Morfológicos de Diatomáceas. (A-D) Tipos de Rafes e suas principais estruturas. Baseado em Bignot (1985); E-M: Tipos de processos, em vista interna. (E, F, I, J, K, L) Externa. (G e H) Transversal. (F) Longitudinal. (H, M) Onde, 1-2 = seção transversal; 3-4 = seção longitudinal; e = exterior e i = interior. Baseado em Round *et alii* (1990).

L. Reprodução

As diatomáceas podem se reproduzir tanto sexuada quanto assexuadamente. Durante a maior parte de seu ciclo de vida elas reproduzem-se assexuadamente através de divisão binária simples. Este tipo de reprodução, entretanto, acarreta sempre uma diminuição em tamanho de uma das gerações filhas e assim por diante. Quando esta diminuição atinge um tamanho crítico para a manutenção das funções vitais, a célula diatomítica entra então, numa fase de reprodução sexuada, que restabelecerá um tamanho adequado. O tamanho mínimo que desencadeia a reprodução sexuada variará de acordo com o grupo taxonômico em questão, bem como a quantidade de gerações decorridas até que este tamanho seja atingido (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996; Mann, 2002). Alguns detalhes da reprodução assexuada e sexuada das diatomáceas serão apresentados a seguir.

Assexuada

Há dois tipos de reprodução assexuada nas diatomáceas, a fissão binária simples, mais comum, e a partenogênese por apomixia, mais rara. Neste último caso, um ovo (gameta feminino) não fecundado desenvolve-se e gera um indivíduo haploide. O processo de fissão começa por uma divisão celular e termina com a divisão das frústulas. A divisão celular é padrão, ou seja, inicia-se com a multiplicação do conteúdo protoplasmático, segue com a separação espacial dos dois novos conteúdos e termina com a separação definitiva dos mesmos, pelo estrangulamento e divisão da parede celular em sua linha equatorial. Como resultado, a frústula original passa a portar duas novas células. As novas células dispõem-se separadamente ao longo dos polos da frústula, ou seja, uma junto à epiteca e a outra junto à hipoteca. Entre elas, próximo à região equatorial da frústula original, duas novas tecas formam-se como hipotecas das antigas tecas existentes. Considerando-se a diferença de tamanho entre as tecas, então a transformação da antiga hipoteca numa epiteca via a formação de uma nova hipoteca; para ela implica na diminuição do tamanho da diatomácea resultante para este conjunto, enquanto que a formada pela antiga epiteca mantém o tamanho original (figura 6.6). Embora existam algumas poucas exceções, este fenômeno de diminuição do tamanho de uma das diatomáceas filhas é bem conhecido e amplamente distribuído ao longo dos distintos grupos taxonômicos. Em muitos casos, também a forma das diatomáceas pode mudar sensivelmente com o processo reprodutivo, implicando em gerações irmãs ligeiramente diferentes entre si. Em termos paleontológicos, esta diferenciação ontogenética pode dificultar a classificação das diatomáceas recuperadas do registro (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996; Mann, 2002).

Sexuada

A reprodução sexuada geralmente tem início quando diatomáceas filhas de n-gerações tornam-se diminutas demais após o processo vegetativo de reprodução acima descrito. Assim, quando atingido este tamanho crítico, a diatomácea sofre uma meiose iso ou heterogâmica (=anisogâmica), de acordo com o grupo taxonômico em questão. Na isogamia, os gametas gerados são todos iguais e não possuem flagelos. Na heterogamia, tem-se a oogamia, ou seja, o gameta feminino é consideravelmente maior e sem flagelo, enquanto os masculinos são menores e flagelados. A fecundação é comumente cruzada (alogâmica), mas pode ser também autogâmica, ou seja, ocorrer entre gametas de um mesmo indivíduo. Os auxósporos são gerados através de fecundação dos núcleos de dois gametas de um mesmo gametângio, ou seja, de uma mesma célula meiótica mãe. Independente dos meios pelos quais ocorre a reprodução sexuada fica claro, pelos motivos que a disparam, que ela está intimamente relacionada à restauração do tamanho original das diatomáceas. Para isso, seus zigotos desenvolvem-se consideravelmente, até atingir tais tamanhos (Round *et alii*, 1990; Raven *et alii*, 1996; Mann, 2002).

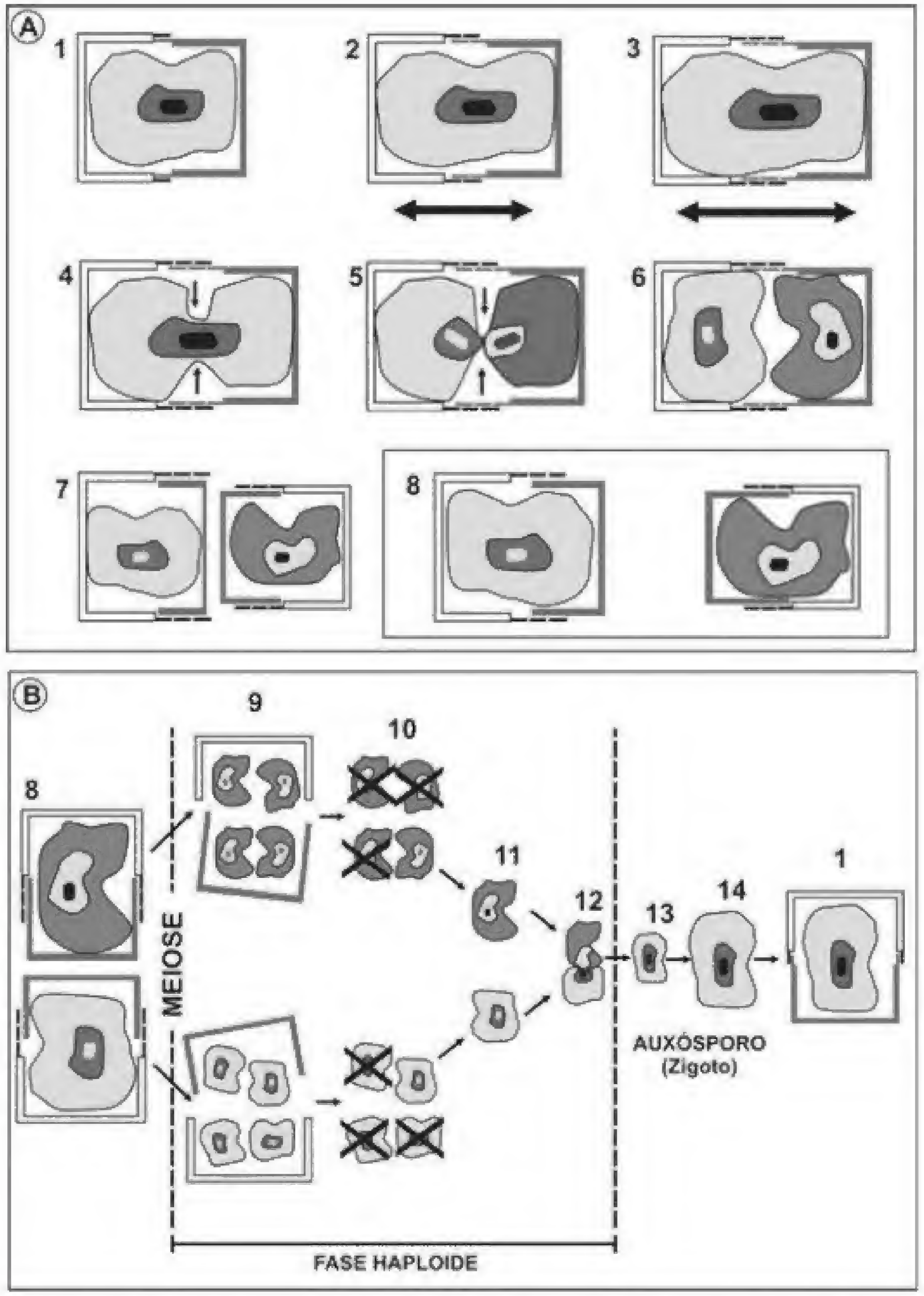


Figura 6.6 Ciclo de Vida de Diatomáceas. **(A)** Reprodução Assexuada: célula original diploide (1); crescimento, com adição de cíngulos (2 e 3); início da fissão binária do protoplasma (4); efetivação da fissão binária do protoplasma (5); individuação dos novos protoplasmas (6); formação de novas frústulas e isolamento dos protoplasmas (7-9); meiose gerando 4 novos protoplasmas no interior da frústula mãe (10); liberação da frústula mãe e morte de três dos quatro protoplasmas formados antes (11); desenvolvimento do protoplasma restante (12); fusão de núcleos e protoplasmas diferentes; formação de auxósporo 2n (13); desenvolvimento do auxósporo (14); geração de frústula e transformação em célula diatomítica como em 1.

Classificação

Desde seu descobrimento, em 1703, até quase a metade do século XIX, a natureza taxonômica das diatomáceas era ainda desconhecida e controversa, como bem mostram as sucessivas e variadas classificações em que, ora eram classificadas no reino Animalia, ora no reino Plantae. Esta dubiedade permaneceu até 1844, quando então, Kützing forneceu bases conceituais sólidas o suficiente para descartar o reino Animalia como alternativa taxonômica válida para este grupo (Round *et alii*, 1990). A partir de então, diatomáceas passaram a ser consideradas algas unicelulares pertencentes ao reino Plantae. Esta definição taxonômica limitou-se ao seu reino, razão pela qual as diatomáceas aparecem na literatura tanto como divisão, quanto como filo, classe, ou até mesmo, ordem. Por isso, diatomáceas historicamente são relacionadas a nomes tão distintos como Chromophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Bacillariophyceae, Chrysophyceae e Diatomeae. (e. g. Joly, 1993; Raven *et alii*, 1996).

Mais recentemente, o desenvolvimento de análises filogenéticas baseadas em dados moleculares tem fomentado uma total revisão do sistema de classificação da vida, em particular, daquele destinado a seres unicelulares (Cavalier-Smith, 1981, 1983, 1993, 1998, 1999, 2006; Margulis & Schwartz, 1988; Patterson, 1999). Como resultado, as diatomáceas passaram a ser enquadradas no reino Chromalveolata e infrarreino Heterokontophyta. Embora esta classificação seja ainda bastante recente e sujeita a constantes ajustes internos (e. g. Adl *et alii*, 2005), há um consenso universal quanto o caráter monofilético destes grupos (Burki *et alii*, 2007).

Como um heteroconte, as diatomáceas são co-irmãs das populares algas douradas (Chrysophyceae Pascher 1914), marrons (Phaeophyceae Kjellman 1891) e verde-amareladas (Xantophyceae Allorge *ex* Fritsch 1935), bem como dos pseudofungos oomicetos (Oomycetes Winter *in* Rabenhorst 1879 *stat. nov.* Cavalier-Smith 1989).

A presença de dois flagelos (um com mastigonemas tripartites e o outro liso), clorofilas *a* e *c*, plastídios compostos por quatro membranas de ligação e três tilacoides são as principais características gerais do infrarreino Heterokontophyta, mas uma ou outra destas características pode não ocorrer em determinados grupos internos. De fato, ao contrário dos demais heterocontes, a maioria das diatomáceas carece de flagelos, sendo a única exceção as cêntricas oogâmicas, cuja presença, ainda assim, resume-se a um único flagelo mastigonemado (tripartite) nos espermatozoides da fase sexuada (Sims *et alii*, 2006).

Análises moleculares recentes têm demonstrado invariavelmente que diatomáceas formam um grupo monofilético, o qual tem a espécie *Ellerbeckia sol* Crawford & Sims (2006) como representante atual mais basal e as bolidomonas (Bolidophyceae Guillou *et alii*, 1999) como grupo-irmão externo mais próximo (Medlin *et alii*, 1997; Medlin & Kaczmarska 2004). Esta definição filogenética permite distinguir as diatomáceas em um grupo homogêneo, coeso e equivalente ao nível taxonômico de divisão: Bacillariophyta.

Quanto aos grupos internos desta divisão, existem ainda algumas questões a serem resolvidas. Segundo a clássica classificação bipartite de Haeckel (1878), as diatomáceas dividir-se-iam na ordem Centrales, quando apresentassem contorno circular e simetria radial e ordem Pennales, quando o contorno fosse diferente e a simetria bilateral. Já na proposta de Round *et alii* (1990), as diatomáceas dividir-se-iam na classe Coscinodiscophyceae, quando cêntricas; classe Fragilariophyceae, quando penadas sem rafe e classe Bacillariophyceae, quando penadas com rafe. Estes sistemas de classificação mostraram-se inadequados frente às análises moleculares, uma vez que alguns dos grupos monofiléticos por elas revelados possuem tanto diatomáceas cêntricas quanto penadas com ou sem rafe (Williams, 2007).

Ao contrário destas propostas, as referidas análises moleculares têm mostrado de forma consistente que é possível subdividir a Divisão Bacillariophyta em dois grandes clados monofiléticos que, por sua vez, englobam três subgrupos também monofiléticos (figura 6.7). Com isto, a mais recente e aceita proposta de classificação das diatomáceas ficaria conforme o esquema abaixo (adaptado de Cavalier-Smith, 1993, 1998, 1999; Patterson, 1999; Medlin & Kaczmarska, 2004; Adl *et alii*, 2005; Burki *et alii*, 2007):

Super Domínio NEOMURA
  Domínio EUKARYOTA
    Super Grupo BIKONTA
      Reino CHROMALVEOLATA
        Infrarreino HETEROKONTOPHYTA
          Divisão BACILLARIOPHYTA
            Subdivisão COSCINODISCOPHYTINA
              Classe COSCINODISCOPHYCEAE (= Cêntricas unipolares)
            Subdivisão BACILLARIOPHYTINA
              Classe BACILLARIOPHYCEAE (= Cêntricas bi ou multipolares, + Thalassiosirales)
              Classe MEDIOPHYCEAE(=Penadas arafidiadas e rafidiadas)

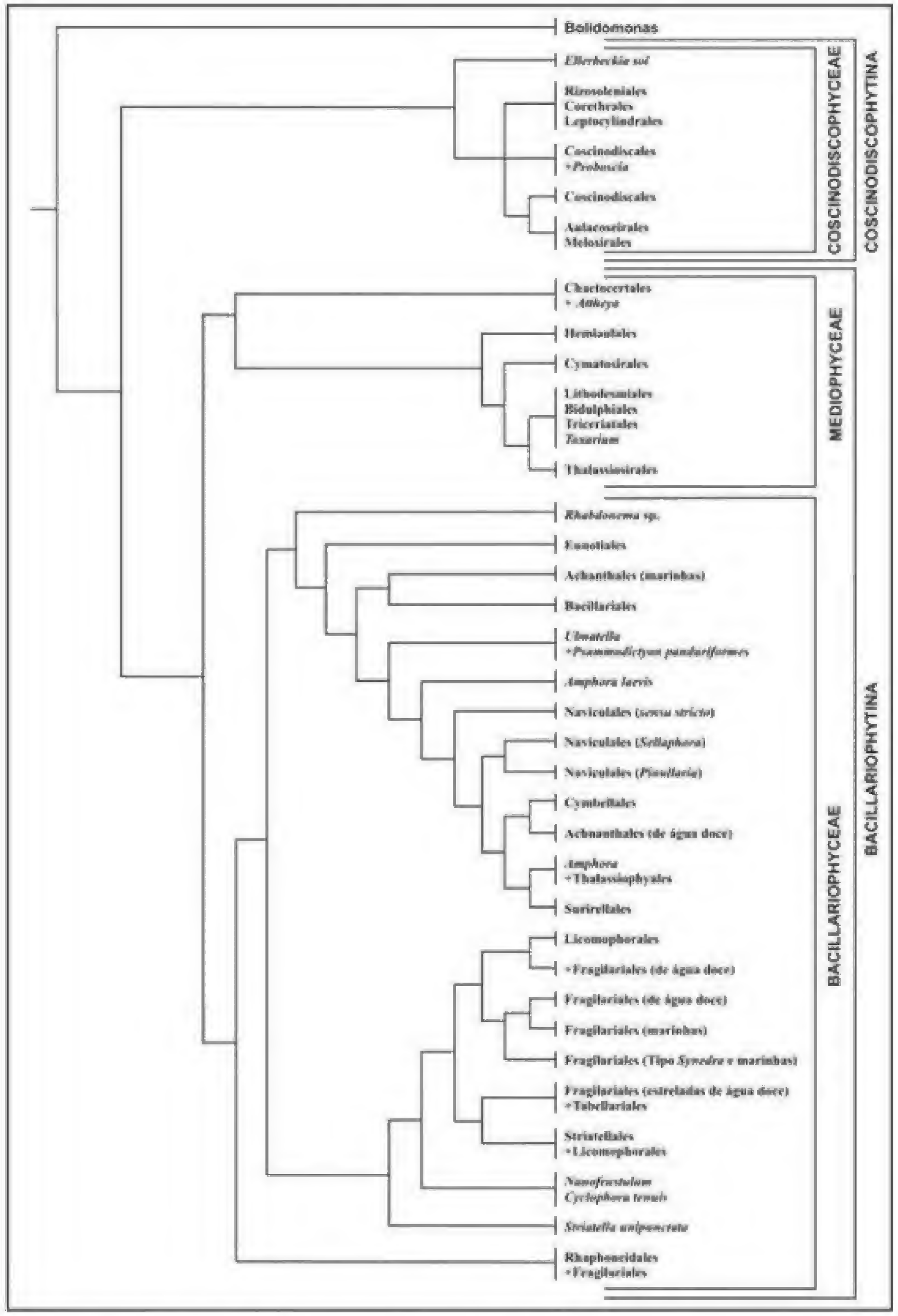

Bolidomonas
Ellerbeckia sol
Rizosoleniales
Corethrales
Leptocylindrales
Coscinodiscales
+*Proboscia*
Coscinodiscales
Aulacoseirales
Melosirales
COSCINODISCOPHYCEAE
COSCINODISCOPHYTINA
Chaetocertales
+ *Attheya*
Hemiaulales
Cymatosirales
Lithodesmiales
Biddulphiales
Triceriatales
Toxarium
Thalassiosirales
MEDIOPHYCEAE
Rhabdonema sp.
Eunotiales
Achnanthales (marinhas)
Bacillariales
Climatella
+*Psammodictyon panduriformes*
Amphora laevis
Naviculales (*sensu stricto*)
Naviculales (*Sellaphora*)
Naviculales (*Pinnularia*)
Cymbellales
Achnanthales (de água doce)
Amphora
+Thalassiophysales
Surirellales
Licmophorales
+Fragilariales (de água doce)
Fragilariales (de água doce)
Fragilariales (marinhas)
Fragilariales (Tipo *Synedra* e marinhas)
Fragilariales (estreladas de água doce)
+Tabellariales
Striatellales
+Licmophorales
Nanofrustulum
Cyclophora tenuis
Striatella unipunctata
Rhaphoneidales
+Fragilariales
BACILLARIOPHYCEAE
BACILLARIOPHYTINA

Figura 6.7 Árvore filogenética dos principais grupos de diatomáceas. Baseado em Sims *et alii* (2006).

Origem e Evolução das Diatomáceas

A origem e evolução das diatomáceas é um assunto ainda bastante discutido, uma vez que as definições sistemáticas alcançadas (vide tópico "*Classificação*") não foram suficientes para solucionar questões evolutivas relacionadas a sua morfologia. Isto porque ela é única, ou seja, não tem paralelo com os demais grupos de seres vivos, nem mesmo com as bolidomonas, suas "irmãs filogenéticas". Bolidomonas diferem bastante das diatomáceas por constituem-se em pequenos seres picoplanctônicos biflagelados, sem parede celular e sem qualquer evidência de biomineralização de sílica. Ao mesmo tempo, suas similaridades morfológicas (estrutura dos plastídios, fucoxantina como carotenoide principal e um flagelo mastigonemado) são comuns também a todos os demais grupos de heterocontes e não só às diatomáceas (Mann & Evans, 2007). Sob este contexto, a busca pelos ancestrais das diatomáceas torna-se uma tarefa mais árdua do que o normal.

Ao longo de toda história das diatomáceas, a habilidade e o modo específico como elas biomineralizam sílica foram os fatores chave para seu sucesso evolutivo e ecológico. Sua habilidade traduz-se em maior velocidade e eficiência na realização deste processo, quando comparadas a qualquer outro ser biomineralizador de sílica, enquanto o modo traduz-se na formação de complexas e intricadas carapaças (frústulas) ou coberturas juvenis (escamas de auxósporos). Graças a esta velocidade e eficiência, diatomáceas têm sido capazes de superar ou mesmo reverter os efeitos osmóticos nocivos resultantes da elevada concentração de sílica dissolvida existente em alguns ambientes, bem como de suplantar os demais seres que competem com elas por este recurso (vide tópico "*Ecologia*"). Por sua vez, graças às propriedades físico-químicas das frústulas, as diatomáceas têm sido capazes de suportar injúrias bióticas e abióticas resultantes da ação decompositora de fungos e bactérias, da ação envelhecedora dos radicais livres (liberados pelo próprio metabolismo) e da ação destrutiva da pressão mecânica, abalroamentos, predação, etc. Com isso, o modo diatomítico de biomineralização de sílica é, sem dúvida, uma vantagem adaptativa intimamente relacionada ao seu sucesso evolutivo (Round *et alii*, 1990).

Em termos filogenéticos, há duas alternativas possíveis para o surgimento da capacidade de biomineralizar sílica pelas diatomáceas: ser herdada ou não. No primeiro caso, a biomineralização de sílica poderia dever-se a herança apomórfica, quando compartilhada apenas pelo ancestral direto, ou plesiomórfica, quando compartilhada contínua ou descontinuamente (atavismo) por ancestrais mais longínquos da sua linhagem. No segundo caso, também dito homoplásico, a capacidade de biomineralizar sílica poderia dever-se a uma inovação das diatomáceas, sem qualquer precursor ancestral (figura 6.8).

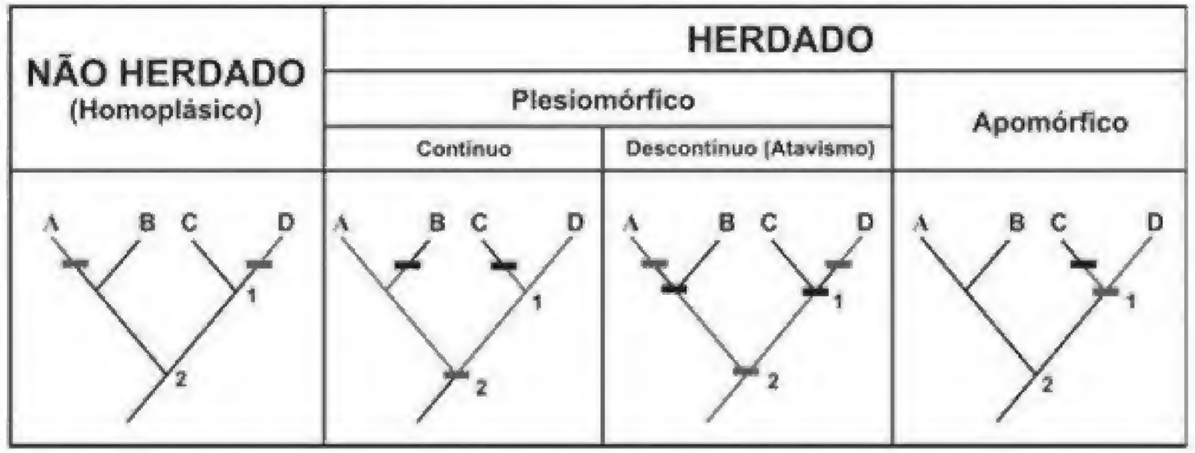


Figura 6.8 Esquema sobre as possibilidades de surgimento filogenético da capacidade de biomineralização de sílica pelas diatomáceas. A + B representam espécies distintas de uma linhagem irmã da linhagem C + D das bolidomonas (C) e diatomáceas (D). Os traços representam os ramos cujas espécies pertencentes podem (vermelho) ou não (preto) biomineralizar sílica. Os retângulos representam eventos evolutivos em que a capacidade de biomineralizar sílica apareceu (vermelho) ou foi perdida (preto). Os números representam os ancestrais diretos (1) ou indiretos (2) das diatomáceas (D). A biomineralização de sílica em questão é geral, ou seja, não trata especificamente da habilidade e modo com que as diatomáceas a desenvolvem.

Um dos desdobramentos possíveis disto é que, se a habilidade em biomineralizar sílica deveu-se a herança plesiomórfica, as diatomáceas podem ter sido filogeneticamente precedidas por "criptodiatomáceas", ou seja, precursores sem frústulas propriamente ditas. Isto explicaria, em parte, a dificuldade em se encontrar os ancestrais diretos do grupo, já que a ausência de frústulas acarretaria grandes dificuldades de preservação fóssil destes seres intermediários. Atualmente, existem criptodiatomáceas vivendo como parasitas ou simbiontes de outros seres, porém, a ausência de frústulas não é filogenética, mas sim ontogeneticamente perdida ao longo do processo de estabelecimento das relações ecológicas em questão (Round *et alii*, 1990).

Ainda no caso da herança ter sido plesiomórfica, é possível então que diatomáceas tenham alguma relação parental longínqua com outros grupos (heterocontes ou não) que também apresentam esta faculdade. Além das diatomáceas, a biomineralização de sílica é feita também por radiolários, silicoflagelados, ebridianos, esponjas, dictiofíceas, sinurofíceas, crisofíceas, parmofíceas, xantofíceas e algumas plantas terrestres.

Estas alternativas permitem estabelecer várias hipóteses acerca da origem filogenética das diatomáceas, porém, serão destacadas aqui apenas as quatro exemplificadas por Sims *et alii* (2006):

Hipótese Generalista: Estabelecida por Round & Crowford (1981), sugere que as diatomáceas teriam evoluído de ancestrais com escamas silicosas que cobriam parcialmente a célula heteroconte, passando por estágios filogenéticos intermediários de progressiva silicificação e elaboração (à maneira de "protofrústulas", ou seja, envolvimento total da célula, mas por estrutura silicosa menos complexa do que frústulas propriamente ditas). Esta hipótese tem a seu favor o fato de ser generalista, ou seja, fornece um modelo bastante plausível de ocorrência na linhagem heteroconte.

Hipótese Neotênica: Estabelecida por Mann & Marchant (1989), sustenta que alterações no ciclo de vida resultaram em gerações de heterocontes cujo estágio de crescimento zigótico tornou-se paulatinamente predominante. Considerando-se que em todos os heterocontes biomineralizadores de sílica este processo inicia-se durante a fase de crescimento dos zigotos, quando então estes formam escamas silicosas, torna-se bastante plausível que uma maior duração desta fase (heterocronia – neotenia) tenha resultado em indivíduos com estruturas silicosas maiores e mais elaboradas. A favor desta hipótese está o fato de que, além de plausível, existem alguns grupos de heterocontes, como as Parmales, que de fato apresentam zigotos com escamas silicosas.

Hipótese Xantofílica: Estabelecida por Nikolaev & Harwood (2001), propõe que as diatomáceas teriam surgido pela seleção cumulativa das variações no nível e tipo de biomineralização de sílica apresentado por esporos de xantofíceas. A favor desta hipótese há o fato de que em alguns dos primeiros registros de diatomáceas há xantofícias associadas, bem como o fato de que algumas xantofíceas coloniais apresentam esporos envoltos em capas silicosas ligeiramente semelhantes às frústulas (bivalves). É a única hipótese que define um grupo ancestral específico.

Hipótese Ambiental: Estabelecida por Harwood *et alii* (2004), propõe que as diatomáceas teriam surgido de ancestrais heterocontes que haviam ficado presos em corpos d'água rasos no continente, quando do recuo do nível do mar. Sujeitos ao progressivo ressecamento, tais corpos tornar-se-iam saturados minerais, inclusive sílica. Uma pressão seletiva se estabeleceria no sentido de favorecer os indivíduos que melhor conseguissem lidar com o excesso de sílica ambiental. A favor desta hipótese há o fato de que *Ellerbeckia sol*, a diatomácea atual mais basal na árvore filogenética do grupo (ver tópico Classificação) forma cistos (auxósporos) densamente silicificados quando expostas a tais ambientes, evidenciando assim, uma faculdade inata que cedo foi desenvolvida.

Inúmeras evidências apontam os ambientes transicionais como palco do surgimento das diatomáceas, porém, se este evento deu-se especificamente nas porções continentais do mesmo, tal como apregoado pela hipótese ambiental, não é possível ainda assegurar. A vida em ambientes transicionais expunha as primeiras diatomáceas a significativas oscilações de salinidade, em que períodos de maior influência marinha alternavam-se com períodos de maior influência da água doce. Inicialmente restritas a ambientes transicionais, as diatomáceas passaram a habitar também o oceano aberto após novas especiações e, com isso, passaram a deixar registro fóssil nos depósitos relacionados a estes novos ambientes. Isto explicaria a completa ausência de diatomáceas em *cherts* marinhos até o Juro-Cretáceo, a despeito da abundante presença de restos silicosos de outros seres (Sims *et alii*, 2006).

Distribuição Estratigráfica

Em termos paleontológicos, existem fósseis que parecem radicar a origem das diatomáceas no Paleozoico, enquanto outros parecem radicá-las no Neoproterozoico (Siemiòska, 1981; Siemiòska & Kwiecinska, 2002). Estes registros, no entanto, são bastante controversos e discutidos, uma vez que correspondem a formas bastante similares àquelas atuais e implicariam em inexplicável descontinuidade e raridade fossilífera pré-mesozoica.

Dada as semelhanças morfológicas das diatomáceas pré e pós-mesozoicas e, por conseguinte, de hábito e hábitat ecológicos, torna-se então muito difícil explicar porque um registro fossilífero diferencial para o grupo antes e depois do Mesozoico, já que não há motivos geológicos e/ou tafonômicos que justifiquem isso. Ao contrário, a existência de diatomáceas juro-cretáceas morfologicamente condizentes com estágios filogenéticos intermediários e o volumoso e contínuo registro de diatomáceas a partir de então, são fortes argumentos em prol de uma origem Mesozoica ao grupo. Por estas razões, acredita-se que os escassos registros pré-mesozoicos acima citados correspondam a contaminações de níveis mais recentes (Sims *et alii*, 2006).

É possível que a origem das diatomáceas seja ligeiramente anterior ao Eojurássico (Schieber *et alii*, 2000) e, conforme sustentam alguns, esteja relacionada com a disponibilização de nichos (novos ou não) ocasionada pela grande extinção permiana (Medlin *et alii*, 1997). Independentemente do posicionamento exato que recebam no Mesozoico, idades eomesozoicas coadunam-se com àquela sugerida por análises do relógio molecular do grupo, bem como com as análises moleculares de heterocontes, que indicam uma maior afinidade filogenética entre diatomáceas, bolidomonas e monadas (Kooistra & Medlin, 1996; Guillou *et alii*, 1999).

Os mais antigos fósseis de diatomáceas seguramente reconhecidas como tal provêm de folhelhos toarcianos (Eojurássico) da Formação Posidonienschiefer, de Bad Boll, em Würtemburg, na Alemanha. Estas diatomáceas foram classificadas como *Pyxidicula liassica* Rothpletz 1896 e *P. bollensis* Rothpletz 1900, um gênero de Coscinodiscophycaceae (cêntricas unipolares) com valvas grandes, unilaminadas e diferentes entre si (heterovalvia), sem cintas e densamente silicificadas. Por estas características, *P.* é considerada uma forma filogeneticamente intermediária entre as modernas diatomáceas e seus ancestrais heterocontes. Pela morfologia e contexto sedimentar associado, depreende-se que estas diatomáceas eram neríticas de ambientes marinhos rasos proximais (Sims *et alii*, 2006). A partir de então, as diatomáceas têm sido ampla e ininterruptamente registradas ao longo de praticamente toda a coluna geológica (Round *et alii*, 1990).

Durante Aptiano–Albiano, as diatomáceas passaram a ser encontradas em diversas regiões do globo. Em parte, esta dispersão foi favorecida pela multiplicação de seus antigos hábitats costeiros rasos, quando da extensiva formação de mares epicontinentais ao longo deste intervalo, em parte foi favorecida também pelas inovações morfológicas desenvolvidas pelas diatomáceas por esta época, que lhes habilitaram explorar novos hábitats, como o bentônico, por exemplo. Neste sentido, o desenvolvimento de espinhos e de processos labiados (=rimopórtulas) ou pseudolabiados foi fundamental para fornecer a ancoragem necessária à vida no bentos de mares rasos, instável por natureza. Dentre as demais inovações morfológicas registradas para este intervalo, pode-se destacar o desenvolvimento de formas triangulares e cilíndricas relativamente menores e mais densamente silicificadas do que as pré-aptianas, bem como o desenvolvimento de cintas, costelas, pontes intercostais, auréolas pseudoloculadas, velas, etc. Estas inovações morfológicas resultaram em novos táxons, quer dentro da estreante classe Bacillariophyceae (cêntricas multipolares), quer dentro da já existente classe Coscinodiscophycaceae (Round *et alii*, 1990; Sims *et alii*, 2006; Mann & Evans, 2007; Girard *et alii*, 2009).

Ao longo do Neocretáceo, as diatomáceas apresentam sua maior radiação adaptativa, quando então, surge a maioria das morfologias desenvolvidas pelo grupo. Analogamente, tais inovações são significativas o suficiente para resultar em novos táxons. Assim, além de palco para novas espécies das classes Coscinodiscophyceae e Bacillariophyceae, o Neocretáceo foi também palco do surgimento da classe Mediophyceae, ou seja, das diatomáceas penadas. As diatomáceas cêntricas do Cretáceo Superior tornaram-se morfologicamente similares às atuais. Dentre inovações morfológicas desta época, pode-se destacar as formas de contornos lineares, lanceoladas, quadrangulares e solenoides, de superfícies planas ou onduladas, bem como estruturas e características como ocelos, oclusões mais complexas (cribra, rotae, volae), esterno (propriamente dito e suas variantes), pseudorrafes e rafes, etc. Apenas processos estruturados (=fultopórtula) ainda não tiveram aí sua origem, mas os processos labiados (=rimopórtulas) adquiriram novas disposições na valva, variando de central, a submarginal e até marginal (Round *et alii*, 1990; Sims *et alii*, 2006; Mann & Evans, 2007).

O surgimento de penadas arrafidiadas durante o Neocretáceo deu-se, primeiramente, através de formas sem rafe, no Campaniano e, após, através de formas pseudorrafidiadas, no Maastrichtiano. A Morfologia penada foi uma verdadeira revolução ecológica, uma vez que propiciou aos seus representantes um rápido domínio dos ambientes bentônicos marinhos (Alverson *et alii*, 2006; Sims *et alii*, 2006; Connolly *et alii*, 2008). Com tamanha diversificação morfológico-taxonômica, as diatomáceas tornaram-se comuns e abundantes em praticamente todos os ambientes marinhos rasos da Terra, o que resultou no início da formação de depósitos compostos quase que exclusivamente por frústulas de diatomáceas, os **diatomitos** (Round *et alii*, 1990; Sims *et alii*, 2006; Mann & Evans, 2007).

As mudanças geológicas, climáticas e ecológicas ocorridas ao longo do limite Cretáceo–Terciário afetaram negativa e profundamente inúmeros grupos marinhos, inclusive o das diatomáceas. Embora tais mudanças não tenham afetado muito as comunidades planctônicas de diatomáceas, elas foram severas com suas comunidades bentônicas. Assim, durante o Paleoceno, muitas das antigas formas penadas dominantes em tais ambientes extinguiram-se e deram lugar a formas robustas de cêntricas polares. Sob este contexto, tiveram origem formas penadas com rafes (embora dados moleculares suportem uma origem Neocretácica). Aos poucos, as diatomáceas penadas foram retomando um lugar de destaque na estrutura ecológica das comunidades bentônicas e planctônicas dos mares, quer através das formas sem rafe, quer através das formas com rafe. Durante esta época, as diatomáceas conquistam a última fronteira: os ambientes pelágicos de mares profundos (Round *et alii*, 1990; Alverson *et alii*, 2006; Sims *et alii*, 2006).

Próximo ao Eoceno, formas menos silicificadas de diatomáceas cêntricas e penadas sem rafe foram gradualmente substituindo as formas mais robustas. Esta tendência ecológica deu-se, primeiramente, nos ambientes bentônicos de mares frios e só posteriormente espalhou-se para os demais tipos de mares e ambientes marinhos. A partir do Eoceno, esta tendência resultou em ambientes neríticos (costeiros e oceânicos) dominados por formas delicadas de penadas sem rafe e ambientes bentônicos dominados por formas delicadas de diatomáceas coloniais. A partir do Eoceno médio, as diatomáceas experimentaram a maior radiação adaptativa de sua história, desenvolvendo a maior quantidade de gêneros e espécies já registrada. Houve significativa diversificação taxonômica e morfológica na classe Bacillariophyceae (=cêntricas polares) e, ainda mais notavelmente, na classe Mediophyceae (=penadas). Tem origem aí, estruturas morfológicas novas, tais como fultopórtulas (= Thalassiosirales), fíbulas e cintas mais complexas. Como um corolário de toda esta diversificação, as diatomáceas conquistam definitivamente os ambientes terrestres de água doce. Inicialmente através das formas penadas, a colonização dos ambientes de água doce foi logo seguida pelas formas cêntricas, no Oligo–Mioceno. A partir de então, as floras diatomíticas desenvolvem os padrões taxonômicos e ecológicos que são observados ainda hoje, variando apenas quantitativamente (Round *et alii*, 1990; Damsté *et alii*, 2006; Alverson *et alii*, 2006; Sims *et alii*, 2006; Finkel *et alii*, 2007; Mann & Evans, 2007; Connolly *et alii*, 2008). A figura 6.9, a seguir, resume a distribuição estratigráfica das diatomáceas.

No Brasil, diatomáceas fósseis têm sido registradas no Cretáceo da Bacia de Sergipe (Koutsoukos & Hart, 1990) da Bacia de Barreirinhas, do Pará-Maranhão (Souza, 2004), bem como no Pleistoceno da Formação Canancia (Suguio & Vildary, 1986). A partir do quaternário, seu registro generaliza-se para todas as bacias ativas brasileiras (vide, por exemplo, Toledo *et alii*, 1993; Oliveira *et alii*, 2001; Nascimento *et alii*, 2003; Medeanic *et alii*, 2008). Similarmente, diatomitos quaternários de ambientes terrestres e marinhos são encontrados em todos os seus estados (vide, por exemplo, Moreira, 1975; Campos & Santos, 1984; Montanheiro *et alii*, 2002).

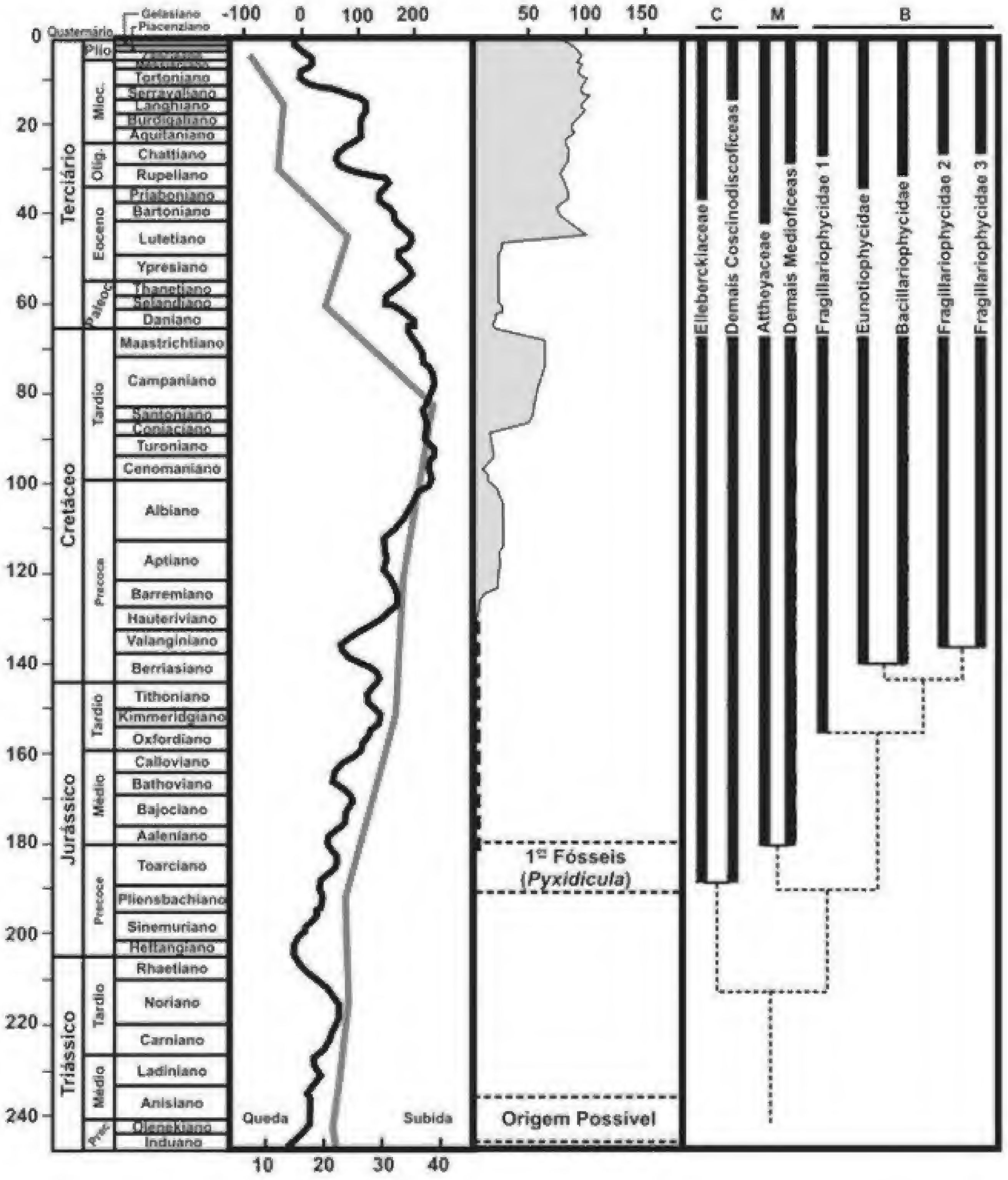


Figura 6.9 Distribuição estratigráfica das diatomáceas e oscilações eustáticas associadas. Onde: C = Coscinodiscophyceae (Cêntricas polares), M = Mediophyceae (Penadas), B = Bacillariophyceae (Cêntricas bi ou multipolares + Thalassiosirales), Fragillariophycidae 1 = penadas sem rafe primitivas, Fragillariophycidae 2 = penadas sem rafe, derivadas, com processos labiados (rimopórtulas) e Fragillariophycidae 3 = penadas sem rafe, derivadas, sem processos labiados. Baseado em Falkowski *et alii* (2004) e Medlin (2009).

Tafonomia

Há duas situações possíveis para a incorporação das diatomáceas no sedimento: por decantação dos restos mortais de diatomáceas planctônicas até o leito dos corpos d'água que habitam, ou por soterramento de comunidades bentônicas. Geralmente, carapaças silicosas são difíceis de dissolver, salvo em condições alcalinas e em turfeiras. No oceano, a probabilidade de incorporação destes restos por decantação está inversamente relacionada à profundidade e à concentração de sílica na água. Com isso, os oceanos apresentam uma espécie de gradiente vertical de dissolução, em que as frústulas menores e/ou menos silicificadas são dissolvidas mais rapidamente e em níveis mais superiores da lâmina d'água do que aquelas de frústulas maiores e mais densamente silicificadas. Estima-se que mais de 90% das frústulas dissolvem-se ou fragmentam-se antes de serem incorporadas ao sedimento marinho. Assim, os depósitos formados após tal seleção são predominantemente compostos por estas formas maiores e/ou mais robustas, logo, não inteiramente fiéis à biocenose associada (Round *et alii*, 1990).

Em profundidades abaixo da curva de compensação do carbonato (CCD) formam-se **vasas**, ou seja, depósitos formados predominante ou exclusivamente por bioleastos silicosos. Como a produtividade das diatomáceas é muito superior àquela dos demais seres biomineralizadores de sílica (radiolário, por exemplo), muitas vasas acabam sendo compostas inteiramente por suas frústulas opalinas. Tais vasas, chamadas de **diatomitos**, podem alcançar muitos quilômetros quadrados em extensão e vários metros de altura, chegando a densidades equivalentes a 10^7 carapaças por grama de peso seco. A diagênese pode tornar a silicificar estes restos, assim como recristalizar as carapaças segundo a seguinte série (Round *et alii*, 1990; Wever *et alii*, 2001):

$$\begin{array}{ccccccc}
\text{Opala A} & & \text{Opala A'} & & \text{Opala CT} & & \\
\text{Sílica Amorfa} & \longrightarrow & \text{Sílica Amorfa} & \longrightarrow & \text{Cristobalita} & \longrightarrow & \text{Quartzo} \\
\text{Orgânica} & & \text{Inorgânica} & & \text{Tridimita} & & \\
SiO_2.nH_2O & & SiO_2 & & \text{(desordenada)} & & SiO_2 \\
 & & & & SiO_2 & &
\end{array}$$

Ao contrário dos ambientes oceânicos, em ambientes proximais, particularmente nos estuarinos, estudos indicam um alto grau de fidelidade tafonômica das tafocenoses em relação às biocenoses originais, embora a frequente remobilização destes restos possa destruir ou inviabilizar a identificação de muitos dos seus elementos (Hassan *et alii*, 2008).

Ecologia e Paleoecologia

Diatomáceas ocorrem em praticamente todos os ambientes aquáticos onde luz e nutrientes existam em quantidades satisfatórias. Assim, elas podem ser encontradas na zona fótica dos oceanos, em lagunas, rios, lagoas, lagos, banhados, solos, em plantas, animais, rochas, etc. Exceção a esta regra são os ambientes aquáticos muito quentes (como fumarolas oceânicas e fontes termais, por exemplo) ou hipersalinos (Round *et alii*, 1990). Seu potencial adaptativo é tão grande que já se chegou a discutir se havia a possibilidade delas serem encontradas em ambientes extraterrestres, uma vez que observações de cometas, luas e nebulosas revelaram picos de absorbância do infravermelho (~2200 Å) idênticos àqueles de diatomáceas (Hoover *et alii*, 1999).

Elas podem ser tanto planctônicas, quanto bentônicas, ou ainda alternar entre ambos os hábitos. O planctonismo das diatomáceas é relativamente dificultado pela densidade específica de suas carapaças, que lhe dificulta a flutuabilidade, porém, existe uma série de adaptações para contornar estas dificuldades, tais como frústulas pequenas, esponjosas (não maciças) e bastante ornamentadas, além de bainhas mucilaginosas de baixa densidade a recobri-las. Podem também apresentar certa regulação iônica de seus vacúolos de modo a armazenar mais íons leves do que pesados. Diatomáceas planctônicas costumam habitar a região da termoclina, mas podem ser encontradas também em zonas de ressurgência e afluxos continentais, onde a disponibilidade de sílica e demais nutrientes é maior, conquanto haja uma relativa estabilidade na coluna d'água, para que não precipitem no leito, pois nestas regiões é comum haver uma nuvem de nutrientes e minerais capaz de formar densos e pesados agregados com as diatomáceas (Round *et alii*, 1990; Ittekkot *et alii*, 1992; Ittekkot *et alii*, 2000).

Diatomáceas bentônicas são taxonomicamente mais diversas do que as planctônicas e podem ser divididas em quatro grandes grupos segundo os tipos de substratos em que se ancoram (Round *et alii*, 1990):

Epipsâmicas – sobre ou em sedimentos.

Epilíticas – sobre rochas.

Epifíticas – sobre plantas (aquáticas ou não) ou algas.

Epizoicas – sobre animais (aquáticos ou não).

O epifitismo das diatomáceas pode ser observado em praticamente toda e qualquer planta que por uma razão ou outra, acumule água em sua superfície ou em estruturas externas específicas para isso (como os copos de flores ou de algumas plantas carnívoras, por exemplo). Igualmente, elas podem ser encontradas em praticamente toda a superfície animal que seja úmida o suficiente para albergá-las ou que tenha estruturas acumuladoras de água. Assim, por exemplo, já foram encontradas nos interstícios úmidos de penas e pelos (Round *et alii*, 1990).

Quanto às episâmicas, pode-se ainda subdividi-las em dois grupos, um, dito **Epipélico**, que ocorre sobre o sedimento e outro, dito **Endopélico**, que ocorre nos poros ainda iluminados do sedimento. Algumas diatomáceas podem apresentar tanto a epi quanto a endopelia, ou seja, migrar periodicamente pelo sedimento, qualidade esta que já foi aventada como decorrente das oscilações de maré e responsável pela oxigenação de leitos sedimentares. Tais qualidades e resultados, entretanto, são ainda motivos de discussão, uma vez que não foram demonstradas empiricamente (Consalvey *et alii*, 2004).

Independentemente do substrato em questão, o sistema de ancoragem das diatomáceas bentônicas pode ser do tipo **Adnato**, quando se aderem diretamente ao substrato através de uma bainha mucilaginosa, ou **Pedunculado**, quando se aderem indiretamente, via um pedúnculo mucilaginoso. Em ambos os casos formam colônias e a mucilagem é excretada principalmente pelos ocelos. Ancoragens adnatas costumam formam longas esteiras microbianas relativamente bidimensionais, enquanto que ancoragens pedunculadas resultam em colônias com formas tridimensionais semelhantes a pequeníssimos arbustos ou árvores copadas (Round *et alii*, 1990).

As interações bióticas das diatomáceas em cada um destes ambientes e nichos são relativamente diversas. A maioria das espécies é composta por espécimes solitários, mas um número considerável delas forma colônias (sem diferenciação funcional). Algumas podem ser hóspedes, enquanto outras podem ser hospedeiras de outros seres. A especificidade hóspede/hospedeiro é difícil de se determinar, mas em algumas espécies é possível assegurar tal relação. Há registros de diatomáceas hospedadas simbioticamente em foraminíferos, bem como de diatomáceas que hospedam cocolitoforídeos comensais, ou cianobactérias simbiontes (Grossart *et alii*, 2005). Como base da cadeia alimentar, elas constituem-se num dos principais alimentos de uma ampla variedade de seres, tais como copépodos, tardigrados, crustáceos, moluscos, pequenos peixes, etc. (Blazewicz-Paszkowyc & Ligowski, 2002; Jones & Flynn, 2005; Round *et alii*, 1990).

A absoluta maioria das diatomáceas é autotrófica, algumas poucas espécies apresentam heterotrofia facultativa e menos de dez espécies pertencentes aos gêneros *Nitzschia* e *Hantzschia* apresentam heterotrofia obrigatória (Li & Volcani, 1987). A autotrofia das diatomáceas pode dar-se tanto por rotas C_3 quanto C_4, razão pela qual, elas apresentam alta eficiência fotossintética, mesmo em condições de baixa luminosidade (Roberts *et alii*, 2007). Associando-se a isto o fato de que a biomineralização de sílica é menos dispendiosa em termos energéticos do que a biomineralização de carbonatos (Raven, 1983), explica-se porque as diatomáceas formam o principal grupo produtor da cadeia trófica aquática e um dos mais importantes agentes dos ciclos biogeoquímicos globais (Yooll & Tyrrell, 2003).

A grande eficiência fotossintética das diatomáceas implica em elevada produção de biomassa que, por sua vez, traduz-se em elevadas taxas globais de fixação de CO_2. Estimativas recentes têm demonstrado que das 45.10^{12} toneladas de carbono orgânico produzidas anualmente pelo fitoplâncton, as diatomáceas são responsáveis por quase 20% deste número. Através da respiração e da decomposição dos seres fitoplanctônicos parte do CO_2 retorna ao sistema. A princípio existe um equilíbrio entre a fixação e liberação biológicas de CO_2, porém, parte dele acaba armazenada nas profundezas oceânicas quando da precipitação destes seres ou das pelotas fecais de seus predadores. Estima-se que aproximadamente 16.10^{12} toneladas de carbono são assim armazenadas (Falkowski *et alii*, 1998). A este fluxo convencionou-se chamar de **Bomba Biológica de Carbono** (Smetacek, 1998). O equilíbrio relativo do ciclo é, então, mantido através da liberação de CO_2 por fontes hidrotermais, pela erosão e pela reciclagem dos sedimentos oceânicos (Tréguer & Pondaven, 2000).

Por sua natureza fisiológica, esta ciclagem biológica do carbono pelas diatomáceas está intimamente relacionada à ciclagem da sílica, uma vez que a disponibilidade desta fomenta uma rápida e numerosa multiplicação e desenvolvimento das diatomáceas, ou seja, aumenta a incorporação do carbono (Tréguer & Pondaven, 2000; Tréguer, 2002). Estes processos, por sua vez, dependem, em ordem de importância, de fosfatos, nitratos, sílica e metais como Fe e Mg, por exemplo (Jiang *et alii*, 2003). A despeito da sua importância fisiológica, a disponibilidade ambiental de cada um destes nutrientes inverte a ordem de importância, pois, à exceção da sílica, os demais são mais facilmente reciclados na natureza e, por isso, mais prontamente encontrados pelas diatomáceas. A sílica, ao contrário, é relativamente abundante em ambientes de água doce, mas pouco abundante em ambientes marinhos (Wilkerson & Dugdale, 1996; Jiang *et alii*, 2003). Por serem insaturadas em sílica, as águas salgadas acabam exercendo uma pressão termodinâmica sobre carapaças silicosas, tendendo a dissolvê-las em ácido silícico (Biddle & Azam, 1999; Rickert *et alii*, 2002). Esta pressão, inicialmente considerada apenas para diatomáceas, tem sido cogitada como regra geral a todas as estruturas silicosas biomineralizadas, ou seja, também para silicoflagelados, radiolários, esponjas e ebridianos (Truesdale *et alii*, 2005). Por isso, a aquisição de sílica torna-se um problema maior para a vida das diatomáceas do que a aquisição dos imprescindíveis nitratos e fosfatos, o que explica a sua concentração em locais onde o aporte de sílica é relativamente frequente e volumoso, ou seja, próximo às zonas costeiras ou de ressurgência (Egge & Aksnes, 1992; Yooll & Tyrrell, 2003).

O tempo de residência da sílica nos oceanos é de aproximadamente 15 000 anos (Tréguer *et alii*, 1995). Em ambientes lênticos este tempo é de sete anos para águas profundas e menos de um ano em águas superficiais (Hofmann *et alii*, 2002). Calcula-se que aproximadamente 80% do aporte oceânico de sílica provêm do aporte fluvial em zonas costeiras, o restante devendo-se à ressurgência e à biomineralização em águas superficiais (Tréguer *et alii*, 1995). A sílica é comumente biomineralizada a partir do ácido silícico [$Si(OH)_4$]. Estima-se que a produção de sílica biogênica (BSi) nas águas superficiais gira em torno de 240 + 40 $Tmol.a^{-1}$ (teramol por ano), dos quais, 7,1 + 1,8 $Tmol.a^{-1}$ preservam-se nos sedimentos como opala, ou seja, aproximadamente 3% é incorporado aos sedimentos. A exemplo do ciclo do carbono, este processo é também conhecido como **Bomba de Sílica** (Dugdale & Wilkerson, 1998).

As diatomáceas têm sido historicamente consideradas como o principal grupo do ciclo global da sílica (veja, por exemplo, Wever *et alii*, 2001), porém, estudos recentes têm apontado que pode estar havendo uma subestimação do papel dos demais grupos biomineralizadores de sílica neste processo, ou seja, dos silicoflagelados, radiolários, esponjas e ebridianos (Maldonado *et alii*, 2005). Estas críticas centram-se na instabilidade relativa das frústulas de diatomáceas quando comparadas às estruturas silicosas dos demais grupos biomineralizadores de sílica. Embora bem fundamentadas, estas críticas obrigam a uma melhor calibração dos valores exatos da contribuição de cada grupo, sem que, no entanto, altere-se o *status* dominante das diatomáceas neste ciclo (Tréguer & Beucher, 2005). De fato, a assimilação de sílica pelas diatomáceas é tão eficiente que elas podem esgotar tais recursos em muito pouco tempo, mesmo em ambientes onde seu aporte é relativamente alto (Thamatrakoln & Hildebrand, 2008). Além disso, conforme visto, a estabilidade relativa das carapaças silicosas parece ser igual a todos os grupos e não menor em diatomáceas (Truesdale *et alii*, 2005).

A alta eficiência na metabolização de sílica pelas diatomáceas e o resultante esgotamento deste recurso caracterizam seu comportamento ecológico, a ponto de constituir-se num padrão relativamente fixo de ascensão e queda (*burst and sinking*). Assim, sempre que encontram condições favoráveis, as diatomáceas tendem a crescer e reproduzir-se a taxas elevadas, aumentando, então, o consumo de nutrientes. Com a continuidade deste processo de domínio ecológico, cedo elas acabam escasseando ou mesmo esgotando os nutrientes necessários para a manutenção dos novos níveis populacionais. Assim, muitas entram em processo fisiológico de perda da flutuabilidade (através dos controles supracitados) e precipitam-se para o leito sedimentar. Aí podem esperar até que retornem às condições nutricionais favoráveis para nova explosão demográfica, ou podem perecer e serem incorporadas ao sedimento. Em meios muito ácidos ou alcalinos, bem como naqueles com alta taxa de remobilização física (correntes) ou biológica (decomposição bacteriana), a sílica de suas carapaças pode ressolubilizar (Rickert *et alii*, 2002; Truesdale *et alii*, 2005).

A resistência das diatomáceas ao pH da água é, em muitos casos, espécie-específica, ou seja, varia de acordo com o grupo taxonômico em questão. Esta sensibilidade pode ser bastante elevada, de modo a capacitar distinções da ordem de 0,1 unidade de pH. De acordo com sua sensibilidade, podem ser classificadas como **Acidobiontes** (que só vivem em meios com pH < 7), **Acidófilas** (que preferem pH < 7), **Circumneutrais** (que vivem em pH ~ 7), **Alcalinófilas** (que preferem em pH > 7) e, finalmente, **Alcalibiontes** (que só vivem em pH > 7). A caracterização de um determinado ambiente de acordo com cada um destes tipos é feita com base na razão logarítmica entre todos os tipos encontrados neste mesmo ambiente. Isto faz delas excelentes bioindicadoras do pH ambiental de ambientes aquáticos, em particular, daqueles de água doce (Birks *et alii*, 1990; Braak & Van Dame, 1989; Telford *et alii*, 2006; Battarbee *et alii*, 2008).

Também quanto à salinidade e temperatura é possível estabelecer relações espécie-específica que lhes habilitam como excelentes bioindicadoras (Anderson, 2000; Chiu *et alii*, 2006; Gasiūnaité *et alii*, 2005; Goebel *et alii*, 2005; Estrada *et alii*, 2006; Potter *et alii*, 2006; Takabayashi *et alii*, 2006; Chowdhury *et alii*, 2008). Quanto à salinidade, a especialização costuma ser tanta que é possível estabelecer níveis de sensibilidade: **Polihalóbias,** quando suportam concentrações de NaCl iguais ou superiores a 30‰, **Mesohalóbias**, quando suportam concentrações entre *2‰* a *30‰*, **Oligohalóbias**, quando suportam até 2‰, ou **Halófobas**, quando vivem exclusivamente em ambientes de água doce (Silva, 2004). Quanto à temperatura, as diatomáceas costumam responder com mudanças na composição taxonômica das associações, bem como na quantidade com que certos táxons são representados (ver, por exemplo, Michelutti *et alii*, 2003; Meinerz, 2007).

Cada grupo de diatomáceas pode ser classificado como **COSMOPOLITA**, quando distribuído por amplas regiões do globo, cujas condições ambientais variam bastante, ou **Estenoalinas**, quando distribuído por regiões específicas e com limitada variação nas suas condições ambientais. Quanto ao caráter trófico de determinadas diatomáceas, elas podem ser classificadas como **Eutróficas**, quando típicas de locais com abundantes quantidades de nutrientes, ou como **Oligotróficas**, quando típicas de locais com baixa quantidade de nutrientes. Inversamente, o caráter trófico de um determinado ambiente pode ser verificado através da **Contagem do Total de Diatomáceas** (quanto maior, mais eutrófico), da **Razão Cêntricas/Penadas** (quanto maior, mais eutrófico), da **Razão Planctônicos/Não Planctônicos** (quanto maior, mais eutrófico) e, por fim, por **Índices de Diversidade**, em que uma menor diversidade indica, via de regra, ambientes perturbados. Por todas estas características, diatomáceas têm se mostrado um dos mais importantes e eficientes bioindicadores das condições ecológicas dos ambientes aquáticos atuais e passados, por isso seu amplo emprego na paleontologia (veja, por exemplo, Lobo & Callegaro, 2000; Lobo *et alii*, 2004; Moro & Bicudo, 2004).

Referências

ADL, S. M.; SIMPSON, A. G. B.; FARMER, M. A.; ANDERSEN, R. A.; ANDERSON, O. A.; BARTA, J. R.; BOWSER, S. S.; BRUGEROLLE,G.; FENSOME, R. A.; FREDERICQ, S.; JAMES, T. Y.; KARPOV, S.; KUGRENS, P.; KRUG, J.; LANE, C. E.; LEWIS, L. A.; LODGE, J.; LYNN, D. H.; MANN, D. G.; MCCOURT, R. M.; MENDOZA, L.; MOESTRUP, Ø.; MOZLEY-STANDRIDGE, S. E.; NERAD, T. A.; SHEARER, C. A.; SMIRNOV, A. V.; SPIEGEL, F. H. & TAYLOR, M. F. J. R. 2005. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *52*(5): 399-451.

ALVERSON, A. J.; CANNONE, J. J.; GUTELL, R. R. & THERIOT, E. C. 2006. The evolution of elongate shape in diatoms. *Journal of Phycology*, *42*(3): 655-668.

ANDERSON, N. J. 2000. Diatoms, temperature and climatic change. *European Journal of Phycology*, *35*: 307-314.

BATTARBEE, R. W.; MONTEITH, D. T.; JUGGINS, S.; SIMPSON, G. L.; SHILLAND, E. W.; FLOWER, R. J. & KREISER, A. M. 2008. Assessing the accuracy of diatom-based transfer functions in defining reference pH conditions for acidified lakes in the United Kingdon. *The Holocene*, *18*(1): 57-67.

BIDLE, K. D. & AZAM, F. 1999. Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. Nature, *397*: 508-512.

BIGNOT, G. 1985. Siliceous Microfossils. *In*: BIGNOT, G. (ed.). *Elements of Micropalaeontology: the microfossils – their geological and palaeobiological applications*. London: Graham & Trotman Ltd., p. 83-98.

BIRKS, H. J. B.; LINE, J. M.; JUGGINS, S.; STEVENSON, A. C. & BRAAK, C. J. F. TER-.

1990. Diatoms and pH reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.*, *327*: 263-278.

BLAZEWICZ-PASZKOWYC, M. & LIGOWSKI, R. 2002. Diatoms as food source indicator for some Antarctic Cumacea and Tanaidacea (Crustacea). *Antarctic Science*, *14*(1): 11-15.

BRAAK, C. J. F. TER- & VAN DAME, H. 1989. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia*, *178*(3): 209-223.

BRASIER, M. D. 1996. *Microfossils*. London: Chapman & Hall Ed., 193 p.

BURKI, F.; SHALCHIAN-TABRIZI, K.; MINGE, M.; SKJÆVELAND, Å; NIKOLAEV, S. I.; JAKOBSEN, K. S. & PAWLOWSKI, J. 2007. *Phylogenomics Reshuffles the Eukaryotic Supergroups. PLoS One*, *2*(8) e *790*: 1-6.

CAMPOS, T. W. & SANTOS, H. S. 1984. Estudos de amostras de diatomitos de uso industrial (norte-americana e francesa) por microscopia eletrônica de transmissão e varredura. *Cerâmica*, *30*(180): 347-356.

CAVALIER-SMITH, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? BioSystems, *14*: 461-481.

CAVALIER-SMITH, T. 1983. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. *In*: SCHWEMMLER, W. & SCHENK, H.E.A. (ed.), Endocytobiology II. de Gruyter, Berlin, , p. 1.027-1.034.

CAVALIER-SMITH, T. 1993. Kingdom Protozoa and Its 18 Phyla. *Microbiological Reviews*, *57*(4): 953-994.

CAVALIER-SMITH, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, *73*: 203-266.

CAVALIER-SMITH, T. 1999. Principles of Protein and Lipid Targeting in Secondary Symbiogenesis: Euglenoid, Dinoflagellate, and Sporozoan Plastid Origins and the Eukaryote Family Tree. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, *46*(4): 347-366.

CAVALIER-SMITH, T. 2006. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology*, *39*(4): 338-348.

CHIU, J. M. Y.; THIYAGARAJAN, V.; TSOI, M. M. Y. & QIAN, P. Y. 2006. Qualitative and quantitative changes in marine biofilms as a function of temperature and salinity in summer and winter. *Biofilms*, *2*: 183-195.

CHOWDHURY, M. A. K.; DAS, N. G.; EL-HAROUN, E. & BOSE, M. L. 2008. Salinity Preference of Two Diatoms and Their Growth Performance in Three Prepared and Two Alternative On-Farm Media Sources. *Journal of Applied Aquaculture*, *20*(2): 93-107.

CONSALVEY, M.; PATERSON, D. M. & UNDERWOOD. 2004. The ups and downs of life in a benthic biofilm: migration of benthic diatoms. *Diatom Resarch*, *19*(2): 181-202.

CONNOLLY, J. A.; OLIVER, M. J.; BEAULIEU, J. M.; KNIGHT, C. A.; TOMANEK, L. & MOLINE, M. A. 2008. Correlated evolution of genome size and cell volume in diatoms (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, *44*: 124-131.

COX, E. J. 1999. Variation in pattern of valve morphogenesis between representatives of six biraphid diatom genera (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, *35*: 1297-1312.

DAMSTÉ, J. S. S.; MUYZER, G.; ABBAS, B.; RAMPEN, S. W.; MASSÉ, G.; ALLARD, W. G.; BELT, S. T.; ROBERT, J. M.; ROWLAND, S. J.; MOLDOWAN, J. M.; BARBANTI, S. M.; FAGO, F. J.; DENISEVICH, P.; DAHL, J.; TRINDADE, L. A. F. & SCHOUTEN, S. 2006. The Rise of the Rhizosolenid Diatoms. Science, *304*(5670): 584-587.

DE STEFANO, M.; DE STEFANO, L. & CONGESTRI, R. 2009. Functional morphology of micro and nanostructures in two distinct diatom frustules. Superlattices and microstructures, *in press*. Disponível em: http://www.sciencedirect.com/science?_ob=MImg&_imagekey=B6WXB-4VC740B-2-7&_cdi=7154&_user=972062&_orig=search&_coverDate=01%2F13%2F2009&_sk=999999999&view=c&wchp=dGLzVzz-zSkzk&md5=d4b6d49ac46cf4309357e9eaa707e651&ie=/sdarticle.pdf. Acessado em: 12/12/2008.

DUGDALE, R. C. & WILKERSON, F. P. 1998. Silicate regulation of newproduction in the equatorial Pacific upwelling. *Nature*, *391*: 270-273.

EGGE, J. K & AKSNES, D. L. 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series*, *83*: 281-289.

ESTRADA, M.; HENRIKSEN, P.; GASOL, J. M.; CASAMAYOR, E. O. & PEDRÓS-ALIÓ, C. 2006. Diversity of planktonic photoautotrophic microorganisms along a salinity gradient as depicted by microscopy, flow cytometry, pigment analysis and DNA-based methods. *FEMS Microbiology Ecology*, *49*(2): 281-293.

FALKOWSKI, P. G.; BARBER, R. T. & SMETACEK, V. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on Ocean Primary Production. *Science, 281*: 200-206.

FALKOWSKI, P. G.; KATZ, M. E.; KNOLL, A. H.; QUIGG, A.; RAVEN, J. A.; SCHOFIELD, O. & TAYLOR, F. J. R. 2004. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science, 305*(5682): 354-360.

FINKEL, Z. V.; SEBBO, J.; FEIST-BUCKHARDT, S.; IRWIN, A. J.; KATZ, M. E.; SCHOFIELD, O. M. E.; YOUNG, J. R. & FALKOWISK, P. G. 2007. A universal driver of macroevolutionary change in the size of marine phytoplankton over the Cenozoic. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, *104*(51): 2.0416-2.0420.

GASIŪNAITĖ, Z. R.; CARDOSO, A. C.; HEISKANEN, A. -S.; HENRIKSEN, P.; KAUPPILA, P.; OLENINA, I.; PILKAITYTĖ, R.; PURINA, I.; RAZINKOVAS, A.; SAGERT, S.; SCHUBERT, H. & WASMUND, N. 2005. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: Influence of salinity and eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *65*(1-2): 239-252.

GIRARD, V.; MARTIN, S. S.; MARTIN, J. P. S.; SCHMIDT, A. R.; STRUWE, S.; PERRICHOT, V.; BRETON, G. & NÉRAUDEAU, D. 2009. Exceptional preservation of marine diatoms in upper Albian amber. *Geology*, *37*(1): 83-86.

GOEBEL, N. L.; WINGB, S. R. & BOYD, P. W. 2005. A mechanism for onset of diatom blooms in a fjord with persistent salinity stratification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *64*(2-3): 546-560.

GROSSART, H. P.; LEVOLD, F.; ALLGAIER, M.; SIMON, M. & BRINKHOFF, T. 2005. Marine diatom species harbour distinct bacterial communities. *Environmental Microbiology*, *7*(6): 860-873.

GUILLOU, L.; CHRETIENNOT-DINET, M. J.; MEDLIN, L. K.; CLAUSTR, H.; GOER, S. L. & VAULOT, D. 1999. Bolidomonas: a new genus with two species belonging to a new algal class: Bolidophyceae (Heterokonta). *Journal of Phycology*, *35*: 368-381.

HAECKEL, E. 1878. Das Protistenreich. Eine Populäre Uebersicht über das Formengebiet der Niedersten Lebewesen. Leipzig: Ernst Günther's Verlag, 104 p.

HALLMARK, F. O. 1980. Unconventional petroleum resources in Califórnia. Sacramento. California *Div. of Oil and Gas*, Technical Report, v. 25, 21 p.

HARWOOD, D. M.; CHANG, K. H. & NIKOLAEV, V. A. 2004. Late Jurassic to earliest Cretaceous diatoms from Jasong Synthem, Southern Korea: Evidence for a terrestrial origin. *In*: INTERNATIONAL DIATOM SYMPOSIUM, 18, *Abstracts*, Miedzyzdroje, Polônia, p. 81.

HASLE, G. R. & SYVERTSEN, E. E. 1997. *Marine Diatoms*. *In*: TOMAS, C. R. & HASLE, G. R. Identifying Marine Phytoplankton. New York. Academic Press, p. 5-386.

HASSAN, G. S.; ESPINOSA, M. A. & ISLA, F. I. 2008. Fidelity of dead diatom assemblages in estuarine sediments: how much environmental information is preserved? *Palaios*, *28*: 112-120.

HOFMANN, A.; DIDIER-ROUSSY, D. & MONTSERRAT-FILELLA, M. 2002. Dissolved silica budget in the north basin of Lake Lugano. *Chemical Geology*, *182*(1): 35-55.

HOOVER, R. B.; HOYLE, F.; WICKRAMASINGHE, N. C.; HOOVER, M. J. & AL-MUFTI, S. 1999. Diatoms on Earth, Comets, Europa and Interstellar Space. *Astrophysics and Space Science*, *268*: 197-224.

HSU, C. S.; WALTERS, C. C.; ISAKSEN, G. H.; SCHAPS, M. E. & PETERS, K. E. 2003. Biomarker analysis in petroleum exploration. *In*: HSU, C. S. (ed.). Analytical Advances for Hydrocarbon Research. New York. Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1ª. ed., p. 223-246.

ITTEKKOT, V.; HAAKE, B.; BARTSCH, M.; NAIR, R. R. & RAMASWAMY, V. 1992. Organic carbon removal in the sea: The continental connection. *In*: SUMMERHAYES, C. P.; PRELL, W. L. & EMEIS, K. C. (eds.). Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene. London. *Geological Society Publication* nº 64, p. 167-176.

ITTEKKOT, V.; HUMBORG, C. & SCHÄFER, P. 2000. Hydrological alterations and marine biogeochemistry: a silicate issue? *BioScience*, *50*(9): 776-782.

JIANG, M. S.; CHAI, F.; DUGDALE, R. C.; WILKERSON, F. P.; PENG, T. H. & BARBER, R. T. 2003. A nitrate and silicate budget in the equatorial Pacific Ocean: a coupled physical–biological model study. *Deep-Sea Research II*, *50*: 2.971-2.996.

JOLY, A. B. 1993. *Botânica: introdução à taxonomia vegetal*. São Paulo. Cia. Editora Nacional, 777 p.

JONES, R. H. & FLYNN, K. J. 2005. Nutritional Status and Diet Composition Affect the Value of Diatoms as Copepod Prey. *Science*, *307*(5714): 1.457-1.459.

KHAIN, V. E. & POLYAKOVA, I. D. 2008. Oil and Gas Potential of Continental Margins of the Pacific Ocean. *Lithology and Mineral Resources*, *43*(1): 81-92.

KOOISTRA, W. H. C. F. & MEDLIN, L. K. 1996. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta): IV. A reconstruction of their age from small subunit rRNA coding regions and the fossil record. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, *6*: 391-407.

KOOISTRA, W. H. C. F.; GERSONDE, R.; MEDLIN, L. K. & MANN, D. G. 2007. The origin and evolution of the diatoms: their adaptation to a planktonic existence. *In*: FALKOWSKI, P. G. & KNOLL, A. H. (eds.). *Evolution of primary producers in the sea*, p. 207-249.

KOUTSOUKOS, E. A. M & HART, M. 1990. Radiolarians and diatoms from the mid-Cretaceous successions of the Sergipe Basin, Northeastern Brazil: Palaeoceanographic assessment. *Journal of Micropaleontology*, *9*(1): 45-64.

LI, C. W. & VOLCANI, B. E. 1987. Four new apochlorotic diatoms. *British Phycology Journal*, *22*: 375-382.

LOBO, E. A. & CALLEGARO, V. L. M. 2000. Avaliação da qualidade de águas doces continentais com base em algas diatomáceas epilíticas: Enfoque Metodológico. *In*: TUCCI, C. E. M. & MARQUES, D. M. (eds.). *Avaliação e Controle da Drenagem Urbana*. Porto Alegre: Editora da Universidade/UFRGS, 1ª ed., v. 1, p. 277-300.

LOBO, E. A.; CALLEGARO, V. L.; HERMANY, G.; WETZEL, C. E.; BES, D. & OLIVEIRA, M. A. 2004. Use of Epilithic Diatoms as Bioindicators, with Special Emphasis to the Eutrophication Problem of Lotic Systems in Southern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, *16*(1): 25-40.

MALDONADO, M.; CARMONA, M. C.; VELÁSQUEZ, Z.; PUIG, A.; CRUZADO, A.; LÓPEZ, A. & YOUNG, C. M. 2005. Siliceous sponges as a silicon sink: an overlooked aspect of benthopelagic coupling in the marine silicon cycle. *Limnology and Oceanography*, *50*(3): 799-809.

MANN, D. G. 2002. Diatoms: organism and image. *In*: DU BUF, H. & BAYER, M. *Automatic Diatom Identification*. New York, World Scientific Publication, p. 9-40.

MANN, D. G. & MARCHANT, H. J. 1989. The origins of the diatom and its life cycle. *In*: GREEN, J. C.; LEADBEATER, B. S. C. & DIVER, W. L. (eds.). *The Chromophyte Algae: problems and perspectives*, p. 307-323.

MANN, D. G. & EVANS, K. M. 2007. Molecular genetics and the neglected art of diatomics. *In*: BRODIE, J. & LEWIS, J. (eds.). Unravelling the Algae: the Past, Present, and Future of Algal Systematics, CRC Press, Boca Raton, USA, p. 231-266.

MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K. V. 1988. *Five kingdoms*, 2nd ed. Freeman, New York, 520 p.

MASSÉ, G.; BELT, S. T.; ALLARD, W. G.; LEWIS, C. A.; WAKEHAM, S. G. & ROWLAND, S. J. 2004. Occurrence of novel monocyclic alkenes from diatoms in marine particulate matter and sediments. *Organic Geochemistry*, *35*(7): 813-822.

MEDEANIC, S.; CORREIA, I. C. S. & WESCHENFELDER, J. 2008. Resultados preliminares sobre as diatomáceas dos sedimentos superficiais do fundo da Lagoa dos Patos. *Gravel*, *6*(1): 15-25.

MEDLIN, L. K.; KOOISTRA, W. H. C. F.; GERSONDE, R.; SIMS, P. A. & WELLBROCK, U. 1997. Is the origin of the diatoms related to the end-Permian mass extinction? *Nova Hedwegia*, *65*: 1-11.

MEDLIN, L. K. & KACZMARSKA, I. 2004. Evolution of the diatoms: morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, *43*(3): 245-270.

MEDLIN, L. K. 2009. Diatoms (Bacillariophyta). *In*: HEDGES, S. B. & KUMAR, S. (eds.). *The Timetree of Life*. Oxford: Oxford University Press, p. 127-130.

MEINERZ, L. I. 2007. *Influência da temperatura, salinidade e nutrientes dissolvidos (N e P) no cultivo de microalgas de água estuarina e costeira*. Dissertação de Mestrado FURG, 66 p.

MICHELUTTI, M.; DOUGLAS, M. S. V. & SMOL, J. P. 2003. Diatom response to recent climatic change in a high arctic lake (Char Lake, Cornwallis Island, Nunavut). *Global and Planetary Change*, *38*: 257-271.

MONTANHEIRO, T. J.; YAMAMOTO, J. K.; SANT'AGOSTINO, L. M.; KIHARA, Y. & SAITO, M. M. 2002. Terras diatomáceas: uma pozolana natural na Bacia do Paraná, Estado de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico de São Paulo*, *23*(2): 1-17.

MOREIRA, M. V. 1975. Contribuição para o estudo das Bacillariophyceae (diatomáceas) em diatomitos brasileiros. *Acta Biologia Paranaense*, *4*(3/4): 135-198.

MORO, R. S. & BICUDO, C. E. M. 2004. Inferência do paleoclima do Pleistoceno e Holoceno através de diatomáceas na Lagoa Dourada, PR, Brasil. *Quaternary International*, *114*: 87-99.

NASCIMENTO, L. R.; SIFEDDINE, A.; ALBUQUERQUE, A. L. S.; TORGAN, L. C. & GOMES, D. F. 2003. Estudo da evolução paleohidrológica do lago Caçó (MA-Brasil) nos últimos 20 000 anos inferido através das diatomáceas. *In*: CONGRESSO DA ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DO QUATERNÁRIO, 9, 2003, Recife, PE. *Livro de Resumos*. Recife, PE, 2003, p. 186.

NICHOLS, D. S.; NICHOLS, P. D. & SULLIVAN, C. W. 1993. Fatty acid, sterol and hydrocarbon composition of Antarctic sea ice diatom communities during the spring bloom in McMurdo Sound. *Antarctic Science*, *5*: 271-278.

NIKOLAEV, V. A. & HARWOOD, D. M. 2000. Diversity and system of classification centric diatoms. *In*: WITKOWSKI, A. & SIEMIŃSKA, J. (eds.). *The Origin and Early Evolution of the Diatoms: Fossil, Molecular and Biogeographical Approaches*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science, Cracow, p. 37-53.

NIKOLAEV, V. A. & HARWOOD, D. M. 2001. Diversity and classification of centric diatoms. *In*: ECONOMOU-AMILLI, A. (ed.). *In*: INTERNATIONAL DIATOM SYMPOSIUM, 16, *Proceedings*, Athens and Aegean Islands, University of Athens Greece, p. 127-152.

NULTSCH, W. 2000. *Botânica geral*. Rio de Janeiro. Artmed, 492 p.

OLIVEIRA, M. A; TORGAN, L. C. & RODRIGUES, S. C. 2001. Diatomáceas perifíticas dos Arroiso Sampaio e Sampainho, Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasileira*, *16*(2): 151-160.

PATTERSON, D. J. 1999. The diversity of eukaryotes. *American Naturalist*, *154*: S96-S124.

POHNERT, G.; ADOLPH, S. & WICHARD, T. 2004. Short synthesis of labeled and unlabeled 6Z,9Z,12Z,15-hexadecatetraenoic acid as metabolic probes for biosynthetic studies on diatoms. *Chemistry and Physics of Lipids*, *131*(2): 159-166.

POTTER, A. T.; PALMER, M. W. & HENLEY, W. J. 2006. Diatom Genus Diversity and Assemblage Structure in Relation to Salinity at the Salt Plains National Wildlife Refuge, Alfalfa County, Oklahoma. *The American Midland Naturalist*, *156*(1): 65-74.

RAVEN, J. A. 1983. The transport and function of silicon in plants. *Biological Review*, *58*: 179-207.

RAVEN, P. A.; EVERT, R. F. & EICHORN, S. E. 1996. *Biologia vegetal*. Rio de Janeiro. Guanabara Koogan, 928 p.

RICKERT, D.; SCHLÜTER, M. & WALLMANN, K. 2002. Dissolution kinetics of biogenic silica from the water column to the sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *66*(3): 439-455.

ROBERTS, K.; ESPEN, G.; LEEGOOD, R. C. & RAVEN, J. A. 2007. C3 and C4 Pathways of Photosynthetic Carbon Assimilation in Marine Diatoms Are under Genetic, Not Environmental, Control. *Plant Physiology*, *145*: 230-235.

ROTHPLETZ, A. 1896. Über die Flysh-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische diatomeen führende Hornschwämme. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, *48*: 854-915.

ROTHPLETZ, A. 1900. Über einen neuen jurassichen Hornschwämme und die darin eingeschlossenen Diatomeen. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, *52*: 154-160.

ROUND, F. E. & CRAWFORD, R. M. 1981. The lines of evolution of the Bacillariophyta I. Origin. *Proceedings of the Royal Society of London B*, *211*: 237-260.

ROUND, F. E.; CRAWFORD, R. M. & MANN, D. G. 1990. *The Diatoms: biology & morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press, 747 p.

SCHIEBER, J.; KRINSLEY, D. & RICIPUTI, L. 2000. Diagenetic origin of quartz silt in mudstones and implications for silica cycling. *Nature*, *406*: 981-985.

SIEMIŃSKA, J. 1981. Structural details of diatoms remnants found in the Przeworno marbles. *In*: SYMPOSIUM ON RECENT AND FOSSIL DIATOMS, 6, *Proceedings*, p. 253-265.

SIEMIŃSKA, J. 2000. The discoveries of diatoms older than the Cretaceous. *In*: WITKOWSKI, A. & SIEMIŃSKA, J. (eds.). *The origin and early Evolution of the diatoms: fossil, molecular and biogeographical approaches*. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science, Cracow, Poland, p. 55-74W.

SIEMIŃSKA, J. & KWIECINSKA, B. 2002. *Horstia renatae* gen. et sp. nov., a new diatom from the Przeworno Proterozoic marbles. *Acta Palaeobotanica*, *42*: 3-6.

SILVA, J. L. L. 2004. *O espongilito de Três Lagoas, MS*. Tese de Doutoramento. Unisinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, 122 p.

SIMS, P. A.; MANN, D. G. & MEDLIN, L. K. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia*, *45*(4): 361-402.

SMETACEK, V. 1998. Diatoms and the silicate factor. *Nature*, *391*: 224-225.

SOUZA, V. 2004. A ocorrência de diatomáceas do Cretáceo médio (Cenomaniano-Turoniano) nas Bacias de Barreirinhas e Pará-Maranhão, Margem Equatorial Brasileira, um caso clássico de preservação diferencial. *Paleontologia em Destaque*, *49*: 26-26.

SUGUIO, K. & VILDARY, S. S. 1986. Idade e composição em diatomáceas dos sedimentos da planície costeira paulista entre Morro da Jureia e Barra do Uma. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(4): 594-595.

SUMPER, M. 2002. A phase separation model for the nanopatterning of diatom biosilica. *Science*, *295*: 2.430-2.433.

SUMPER, M. & KRÖGER, N. 2004. Silica formation in diatoms: the function of long-chain polyamines and silaffins. Journal of Material Chemistry, *14*: 2.059-2.065.

TAKABAYASHI, M.; LEW, K.; JOHNSON, A.; MARCHI, A.; DUGDALE, R. C. & WILKERSON, F. P. 2006. The effect of nutrient availability and temperature on chain length of the diatom, *Skeletonema costatum*. *Journal of Plankton Research*, *28*(9): 831-840.

TELFORD, R. J.; VANDVIK, V. & BIRKS, H. J. B. 2006. How many freshwater diatoms are pH specialists? A response to Pither & Aarssen 2005. *Ecology Letters*, *9*: E1-E5.

THAMATRAKOLN, K. & HILDEBRAND, M. 2008. Silicon Uptake in Diatoms Revisited: A Model for Saturable and Nonsaturable Uptake Kinetics and the Role of Silicon Transporters. *Plant Physiology*, *146*: 1.397-1.407.

TOLEDO, F. A. L.; COSTA, K. B.; SALOMONI, S. & DILLEMBURG, S. 1993. Ocorrência de diatomáceas lacustres no Quaternário da região de Encruzilhada do Sul, RS. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13, São Leopoldo, RS. *Resumos*, p. 59.

TRÉGUER, P. 2002. Silica and the cycle of carbon in the ocean. *Compte Rendus Geoscience*, *334*: 3-11.

TRÉGUER, P. & BEUCHER, C. 2005. The silica cycle in the modern and past ocean: updated views. *Geophysical Research* , *Abstracts*, *7*: 10.615.

TRÉGUER, P.; NELSON, D. M.; VAN BENNEKOM, A. J.; DEMASTER, D. J.; LEYNAERT, A. & QUÉGUINER, B. 1995. The Silica Balance in the World Ocean: A Reestimate. *Science*, *268*(5209): 375-379.

TRÉGUER, P. & PONDAVEN, P. 2000. Silica control of carbon dioxide. *Nature*, *406*: 358-359.

TRUESDALE, V. W.; GREENWOOD, J. E. & RENDELL, A. 2005. Rate-equation for biogenic silica dissolution in seawater – New hypothesis. *Aquatic Geochemistry*, *11*: 319-343.

WEVER, P.; DUMITRICA, P.; CAULET, J. P.; NIGRINI, C. & CARIDROIT, M. 2001. Radiolarians in the sedimentary record. Amsteldijk: Gordon and Breach Science Publishers, 1st ed., 533 p.

WILKERSON, F. P. & DUGDALE, R. C. 1996. Silicate versus nitrate limitation in the equatorial pacific estimated from satellite-derived sea-surface temperatures. *Advances in Space Research*, *18*(7): 81-89.

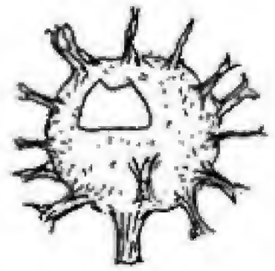
WILLIAMS, D. M. 2007. Classification and diatom systematic: the past, the present, and the future. *In*: BRODIE, J. & LEWIS, J. (eds.). *Unravelling the Algae: the Past, the Presente, and the Future of Algal Systematics*. Boca Ratón: CRC Press, 402 p.

YOOLL, A. & TYRRELL, T. 2003. Role of diatoms in regulating the ocean's silicon cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, *17*(4): 1.103.

7

Dinoflagelados

Mitsuru Arai
Cecília Cunha Lana



Os dinoflagelados (do grego *dinos* = pião; *flagellates* = flagelados) são organismos unicelulares, eucariontes (possuidores de um núcleo envolvido por membrana), aquáticos e caracterizados pela presença do pigmento carotenoide peridina, típico deste grupo. Os organismos viventes ocasionalmente produzem **tecas** (estrutura envoltória da célula, celulósica e não fossilizável). Estas tecas apresentam tipicamente dois flagelos locomotores para movimentação na água, tendo núcleos celulares com apenas metade do número de cromossomos de gametas normais (célula **haploide**), e se reproduzem assexuadamente em sucessivas divisões mitóticas. Em determinado momento do ciclo, as tecas haploides fundem-se (reprodução sexuada) e formam uma célula **diploide**, e, a partir daí, a teca celulósica cresce. Esta sucessão constitui a **fase móvel** (planozigoto) do ciclo vital (figura 7.1). Graças a uma adaptação evolutiva às condições ambientais adversas, algumas espécies são capazes de produzir **cistos** (fossilizáveis), que encerram o material celular, constituindo a **fase imóvel** (hipnozigoto) do ciclo. Após o encistamento, a parede celulósica se desagrega e o cisto é sedimentado ou ainda, em condições ambientais favoráveis, o protoplasma excista-se através de uma abertura chamada **arqueopilo**, e reinicia-se o ciclo com a formação de novas tecas móveis (Evitt, 1985). Em termos de hábito, apresentam-se como células individuais ou coloniais, planctônicos ou bentônicos, móveis ou não, e podem ser livres, simbióticos ou parasitários. Podem ser ainda autotróficos (fotossintéticos) ou heterotróficos, cuja proporção entre espécies atuais conhecidas gira em torno de 1:1.

Morfologia

Os dinoflagelados fósseis (**dinocistos**) são estruturas muito pequenas, com dimensões de 5 a 200 µm na maioria das vezes. Sua composição química é variável – calcária, silicosa ou orgânica –, sendo dominante a última, constituída de **dinosporina**, composto orgânico similar à esporopolenina das exinas de esporos e grãos de pólen. Por esta razão, a grande maioria de dinoflagelados fósseis é estudada sob métodos paleopalinológicos. Morfologicamente muito variados, apresentam uma parede organizada em **paraplacas** cujo número e arranjo é conhecido como **paratabulação**, a qual reflete, em parte, a organização das placas das tecas celulósicas (**tabulação**). A classificação taxonômica dos dinocistos é fortemente baseada nos padrões de tabulação, sendo que as formas mais comuns no registro fóssil representam espécies relacionadas aos gêne-
]

ros viventes, como *Ceratium* (grupo dos **ceratioides**), *Peridinium* (**peridinioides**) e *Gonyaulax* (**gonyaulacoides**). Para ser reconhecido como tal, um dinoflagelado ideal deve apresentar um **cíngulo** ("cintura" transversal), um **sulco** (depressão longitudinal da face ventral) e uma abertura (**arqueopilo**), elementos estes definidores da paratabulação (figura 7.2). Essencialmente, a presença destes elementos diferencia os dinoflagelados dos **acritarcos**, organismos microfitoplanctônicos que existem desde o Proterozoico e que foram muito abundantes no Paleozoico. A característica primordial que diferencia o dinocisto dos demais palinomorfos – possuidores de eixo e/ou plano de simetria – é a morfologia assimétrica. Assim, torna-se imprescindível, para o estudo da maioria dos dinoflagelados, a orientação que, na prática, se traduz pelo reconhecimento das partes superior (epiteca/epicisto) e inferior (hipoteca/hipocisto), das faces frontal (ventral) e traseira (dorsal) e dos lados direito e esquerdo (figura 7.2). Uma vez efetuada a orientação, pode-se proceder à identificação das séries de paraplacas. As séries recebem nomes de acordo com a localização em relação à cintura (cíngulo). Assim, as paraplacas formadoras da cintura constituem a Série Cingular; as que ficam imediatamente acima da cintura, a Série Pré-cingular; as que ficam imediatamente abaixo da cintura, a Série Pós-cingular. E, nas extremidades superior e inferior, ficam respectivamente as séries Apical e Antapical. Entre as séries Apical e Pré-cingular, pode ocorrer ainda a Série Intercalar que caracteriza alguns *taxa*. Para sistematizar a identificação das paraplacas que compõem cada série, foram criados alguns sistemas de notação. O mais usado é o sistema introduzido por Kofoid (1909) que identifica as paraplacas da seguinte forma: **Série Apical** (Série '), **Série Intercalar** (Série a), **Série Pré-cingular** (Série''), **Série Cingular** (Série c), **Série Pós-cingular** (Série '''), **Série Antapical** (Série '''') e **Série Sulcal** (Série s). Assim, um dinoflagelado peridinioide típico – possuidor de tabulação similar à de *Peridinium* vivente – com 4 paraplacas apicais, 3 intercalares, 7 pré-cingulares, 6 cingulares, 5 pós-cingulares e 2 antapicais, teria a seguinte fórmula de paratabulação: 4', 3a, 7'', 6c, 5''', 2''''. Em cada série, a numeração das paraplacas se dá em ordem crescente no sentido anti-horário (vista apical), a partir do meridiano sulcal (figuras 7.2, 7.3A, e 7.3G).

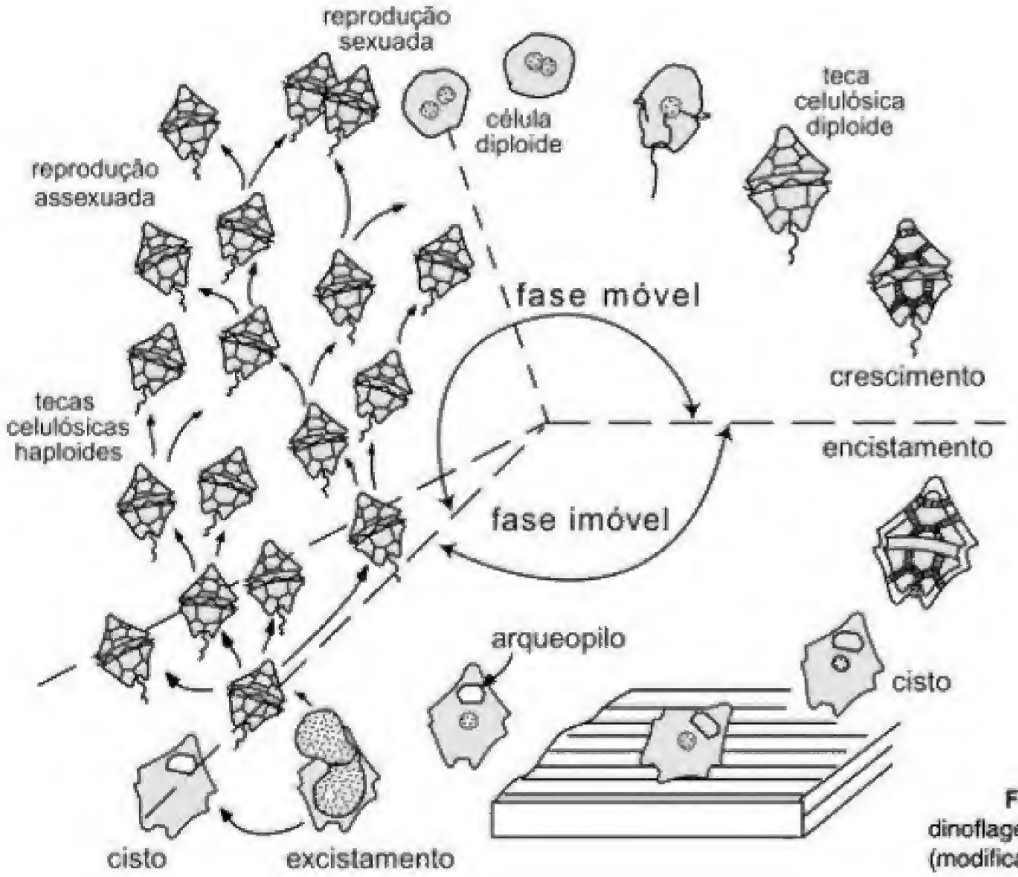


Figura 7.1 Ciclo de vida de dinoflagelados produtores de cistos (modificado de Evitt, 1985).

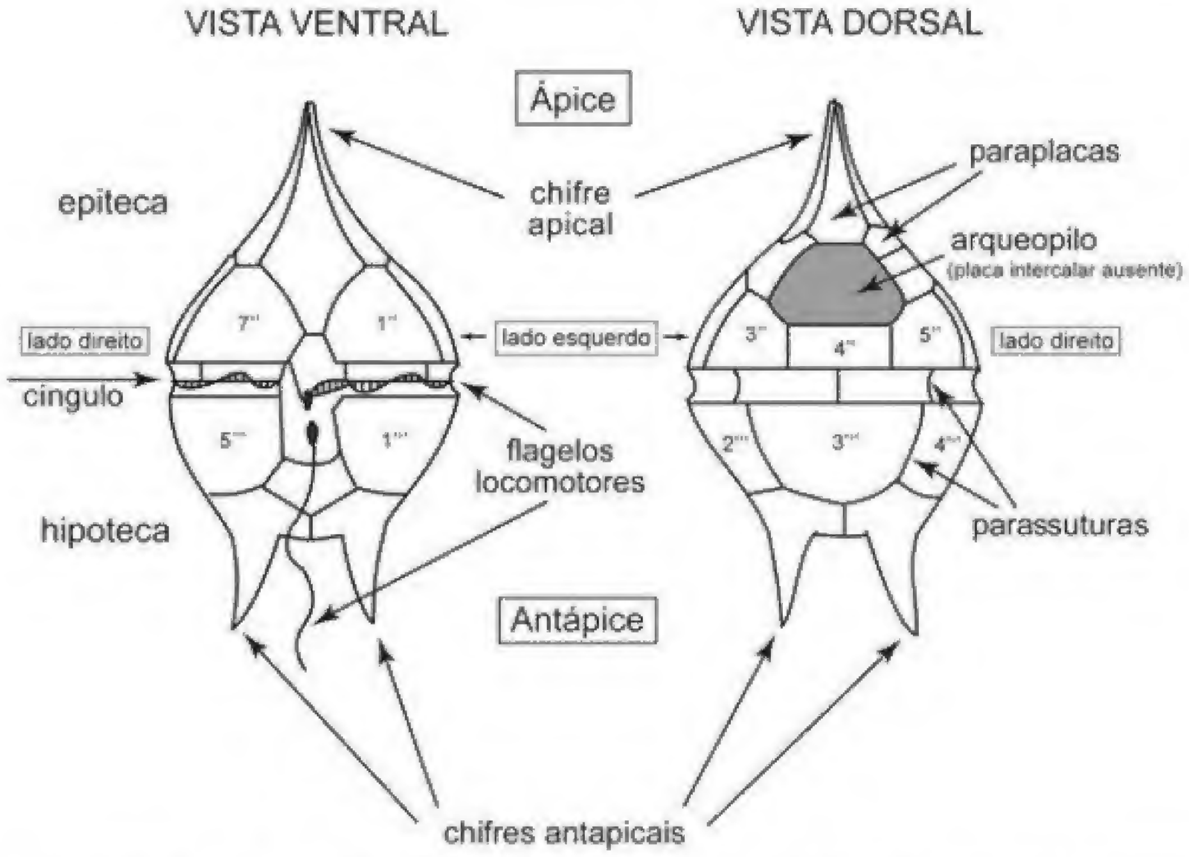


Figura 7.2 Principais feições da teca (vista ventral) e do cisto ideal correspondente (vista dorsal) de um cisto peridinioide (modificado de Evitt, 1985).

Outras características morfológicas são também importantes para a classificação de dinocistos: tamanho e forma geral do cisto, tipo e forma de arqueopilo, tipo de processos (projeções), tamanho relativo dos processos, relação de parede, ornamentação de parede e detalhes no arranjo de algumas paraplacas.

Tamanho do cisto: pode ser pequeno (< 50 µm), mediano ou grande (> 100 µm), conforme o estabelecido por Stover & Evitt (1978). Muitas espécies apresentam tamanhos variáveis dentro de seu grupo taxonômico, mas alguns gêneros se caracterizam por possuir tamanhos sistematicamente grandes (*Odontochitina*, *Endoceratium* e *Fibrocysta*) ou pequenos (*Microdinium* e *Druggidium*) (figura 7.4).

Forma do cisto: existe uma gama muito grande de termos para descrever a forma de dinocistos (figuras 7.4, 7.5, 7.6 e 7.7). Os mais comuns são: esférico, subesférico (figura 7.6A), lenticular, discoide, oval (figura 7.5L), elipsoide (figura 7.6B), bicônico (figura 7.7D) e poliédrico. Alguns são fortemente achatados na direção dorsoventral e exibem contornos bidimensionais bem característicos como: romboide (*Charlesdowniea*, *Rhombodinium* (figura 7.6E), *Wetzeliella* e *Wilsonidium*), pentagonal (*Lejeunecysta* (figura 7.6H), *Phelodinium* e *Palaeoperidinium*) ou triangular (*Trigonopyxidia* (figura 7.6D)). Existem ainda os termos peridinioide (figura 7.5C-K) e ceratioide (figura 7.4A, 7.6G), de conotação originalmente taxonômica, mas que são amplamente utilizados para caracterizar a forma do cisto, em função da semelhança com os gêneros viventes *Peridinium* e *Ceratium*, respectivamente.

Tipo de arqueopilo: o arqueopilo pode ser classificado basicamente pela série a que pertencem as paraplacas envolvidas: apical (figura 7.3C), pré-cingular (figura 7.3B, E, F) e intercalar (figura 7.3H, I). Pode ser classificado também pelo número de paraplacas envolvidas (simples ou composto). Em alguns *taxa*, todas as paraplacas do epicisto participam da formação do arqueopilo, constituindo o arqueopilo do tipo epicistal (figura 7.3D). A paraplaca ou o conjunto de paraplacas que se destaca, formando o arqueopilo, chama-se opérculo.

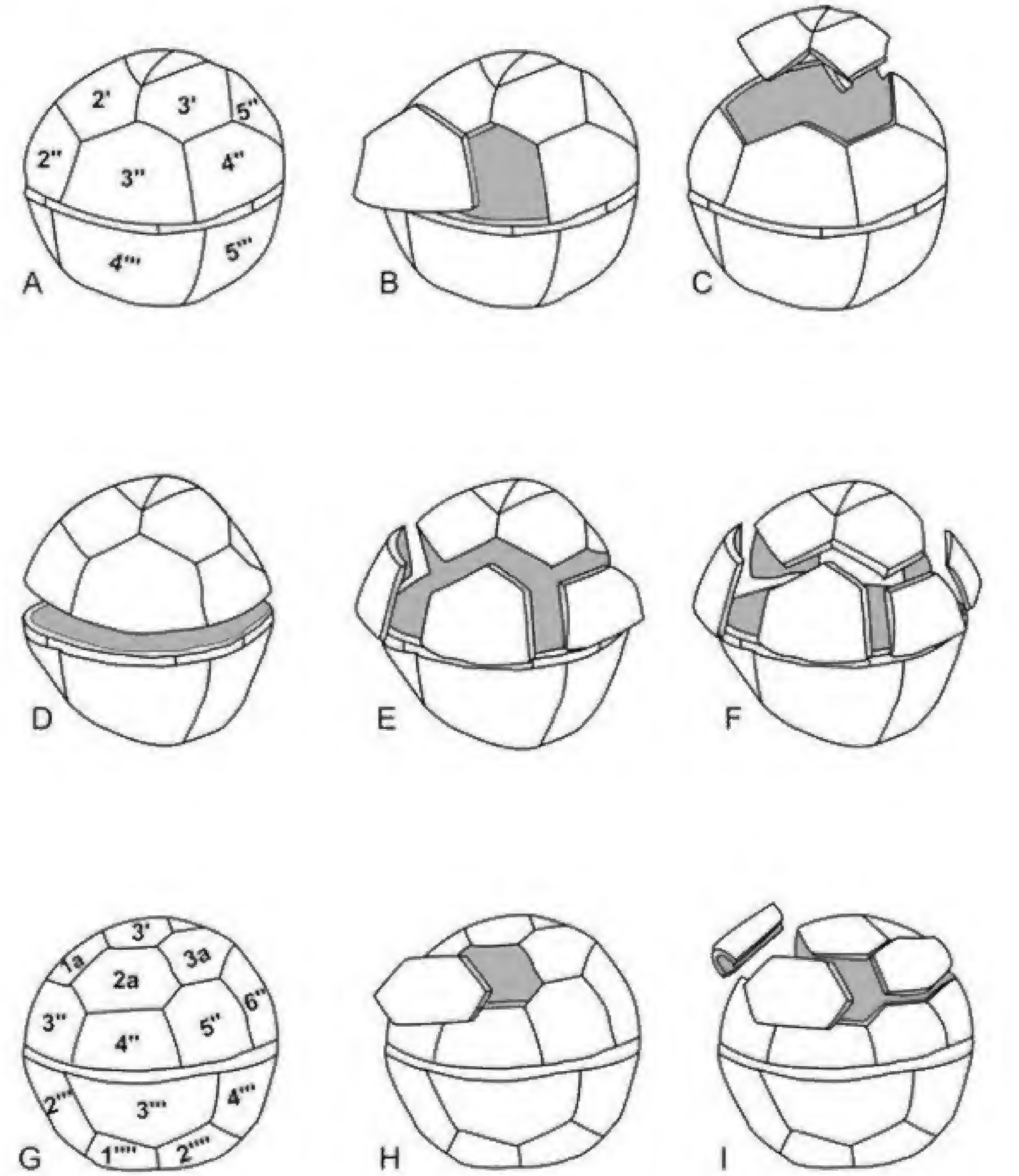


Figura 7.3 Tipos de paratabulação e arqueopilo: (A-F) Tabulação gonyaulacoide. (B) Arqueopilo pré-cingular simples (uma paraplaca). (C) Arqueopilo apical (quatro paraplacas). (D) Arqueopilo epicistal. (E) Arqueopilo pré-cingular composto (três paraplacas). (F) Arqueopilo pré-cingular composto (cinco paraplacas). (G-I) Tabulação peridinioide. (H) Arqueopilo intercalar (uma paraplaca). (I) Arqueopilo intercalar composto (três paraplacas).

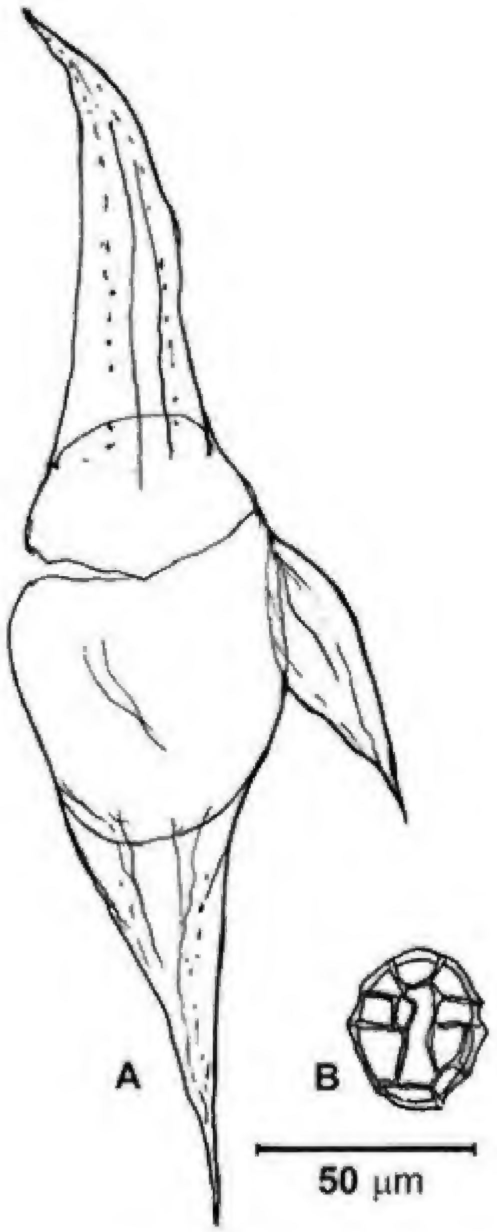


Figura 7.4 Exemplo de casos extremos de tamanhos de dinocistos: (A) *Odontochitina costata*. (B) *Microdinium ornatum*.

Forma de arqueopilo: para o mesmo tipo de arqueopilo, podem ser aplicadas ainda algumas subdivisões baseadas na forma. Termos como omegaforme, tetaforme (ou omicroforme) e deltaforme, e prefixos como esteno-, iso- e lati- (ou euri-), baseados em parâmetros geométricos, são amplamente utilizados na descrição de arqueopilos intercalares de dinoflagelados peridinioides (figura 7.8).

Tipo de processos: processos são projeções que se erguem a partir da parede do cisto e que alcançam a teca celulósica envolvente (figura 7.9). Os processos são classificados basicamente em função de suas posições em relação aos limites das paraplacas (figura 7.10). Se um processo ou um conjunto de processos ocupa a área central da paraplaca, então o processo é denominado **intratabular** (figura 7.10A, B). Se um processo ou um conjunto de processos ocupa a área interna da paraplaca, mas acompanhando a borda, então o processo é denominado **penitabular** (figura 7.10C). Se os processos ocupam a linha de sutura (linha limítrofe entre as paraplacas), então o processo é denominado **sutural** (figura 7.10D). Se um processo ocupa a área de intersecção das três paraplacas, então o processo é denominado **gonal** (figura 7.10E). Neste caso, podem ocorrer processos **intergonais** (secundários) ao longo da sutura. E, se os processos estiverem distribuídos sem nenhuma relação com a tabulação, eles são denominados **atabulares** (não tabulares) (figura 7.10F). Os processos suturais, intratabulares e gonais são os que refletem melhor a paratabulação.

Tamanho relativo de processos: os cistos podem ser classificados de acordo com o tamanho dos processos em relação ao diâmetro do corpo central do cisto (figura 7.11). O cisto é proximado, se o comprimento dos processos não ultrapassa 10% do diâmetro do corpo central (figura 7.11A). Estando entre 10% e 30%, o cisto é próximo-condensado (figura 7.11B, C). E, o cisto é condensado, caso possua processos maiores do que 30% do corpo central (figura 7.11D, E). Os cistos proximados provêm de encistamento sem contração do hipnozigoto, tendo sua parede formada praticamente em contato com a da teca (planozigoto). Neste caso, o cisto "herda" a morfologia da teca. Já no caso dos cistos condensados e próximo-condensados, ocorre contração do citoplasma do hipnozigoto, e o contato entre o cisto e a teca não é direto, estabelecendo-se apenas através dos processos que servem de calço para a centralização do cisto (figura 7.9).

Relação de parede: em termos de constituição de parede, os cistos podem ser basicamente **acavados** (não cavados) e **cavados**. Os cistos cavados possuem duas ou mais camadas na parede. A mais interna (endofragma) geralmente constitui o corpo central, e a mais externa (perifragma) corresponde à parede formada imediatamente sob a teca. Quando não se observa a separação das camadas, o cisto é acavado (figura 7.6C, H). A cavação pode ser contínua e envolvente. Neste caso, o cisto é considerado **circuncavado** (figura 7.5G, 7.6E). Se a cavação é localizada, o cisto pode receber outros adjetivos tais como: **epicavado** (cavação superior) (figura 7.5H, L), **hipocado** (cavação inferior), **bicavado** (cavação nos dois extremos) (figura 7.5A, B, D, E), **cornucavado** (cavação junto aos chifres) (figura 7.4A; 7.5C, I, J, K; 7.6F, G), **suturocavado** (cavação ao longo da sutura) e **apiculocavado** (cavação junto aos processos). Caso o cisto possua processos interligando as duas camadas, ele é denominado **holocavado**, e a camada externa recebe o nome de ectofragma. Quando ocorre a formação de arqueopilo na porção cavada do cisto, são produzidos dois opérculos: o endopérculo, no endofragma; e o periopérculo, no perifragma.

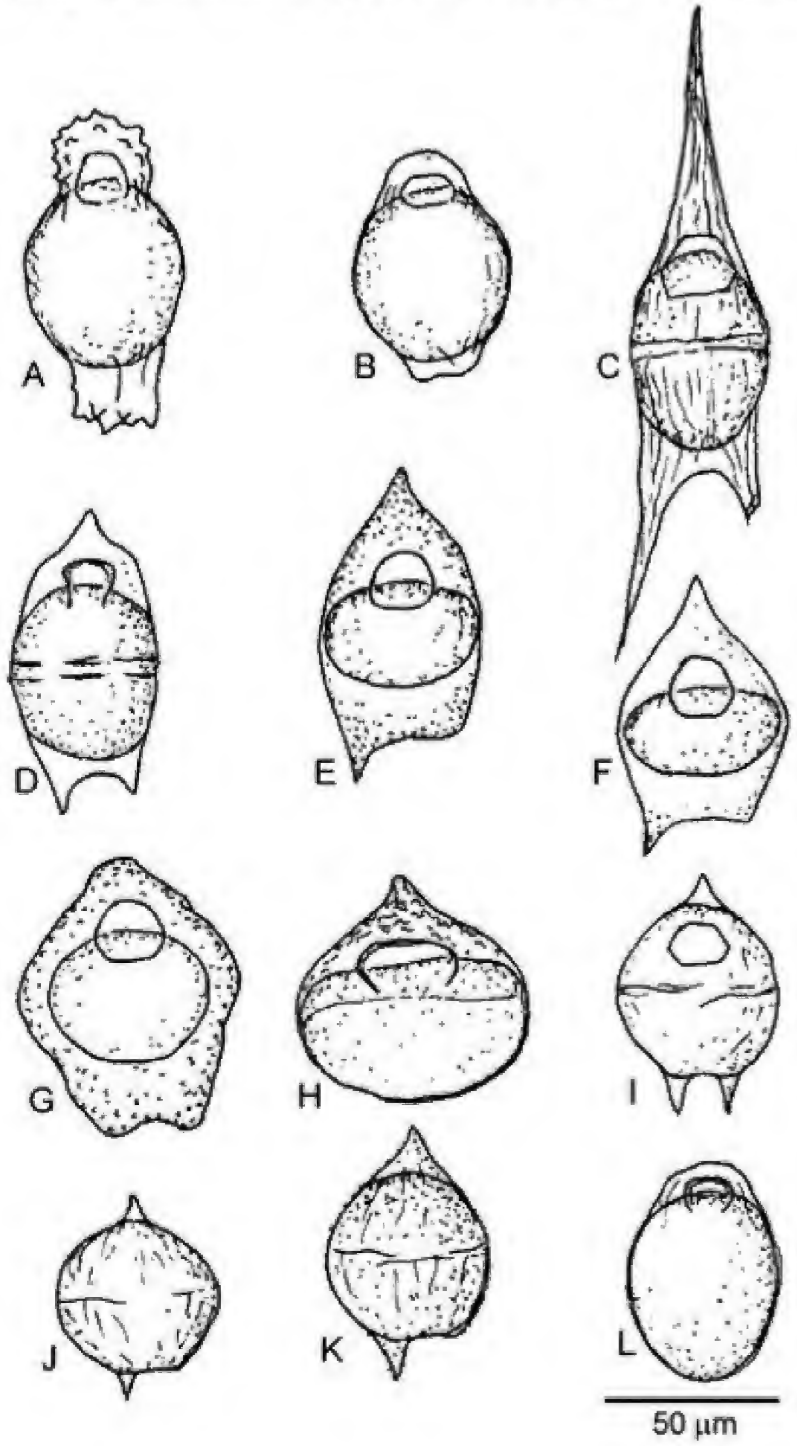


Figura 7.5 Alguns exemplos de espécies de peridinioides que ocorrem no Brasil (extraídos de Arai *et alii*, 2000): (A) *Amphidiadema denticulata*. (B) *Amphidiadema nucula*. (C) *Cerodinium diebelii*. (D) *Chatangiella* sp. (E) *Isabelidinium belfastense*. (F) *Isabelidinium glabrum*. (G) *Manumiella coronata*. (H) *Nelsoniella tuberculata*. (I) *Senegalinium bicavatum*. (J) *Subtilisphaera senegalensis*. (K) *Subtilisphaera scabrata*. (L) *Xenikoon australis*.

Ornamentação de parede (escultura): em termos de ornamentação, pode-se utilizar termos análogos àqueles usados na descrição de esporos e grãos de pólen (capítulo de Paleopalinologia, neste volume). Assim, a parede, quando não é lisa, pode ser, por exemplo, escabrada, reticulada, espinhosa, verrugosa, rugulada, foveolada ou estriada. No caso de dinocistos, existe, às vezes, uma transição tênue e sutil entre a parede ornamentada por espinhos e aquela dotada de numerosos processos miúdos atabulares.

Detalhes específicos da paratabulação: entre diversos detalhes observáveis na paratabulação, os mais importantes são o arranjo na região ventral do epicisto e a posição relativa entre as paraplacas pré-cingulares e pós-cingulares na face dorsal, ambos critérios importantes na classificação de cistos gonyaulacoides. O arranjo ventral pode ser classificado em dois tipos: o **tipo S** (paraplaca apical 4' em contato com o parassulco) e o **tipo L** (sem o contato entre a paraplaca apical 4' e o parassulco) (figuras 7.12A). Já a posição relativa das paraplacas em vista dorsal define a torção que pode ser **neutral** (paraplaca pré-cingular 3" alinhada em relação à pós-cingular 4'"), **dextrogira** (paraplaca pré-cingular 3" deslocada à direita em relação à pós-cingular 4'") ou **sinistrogira** (paraplaca pré-cingular 3" deslocada à esquerda em relação à pós-cingular 4'") (figura 7.12B).

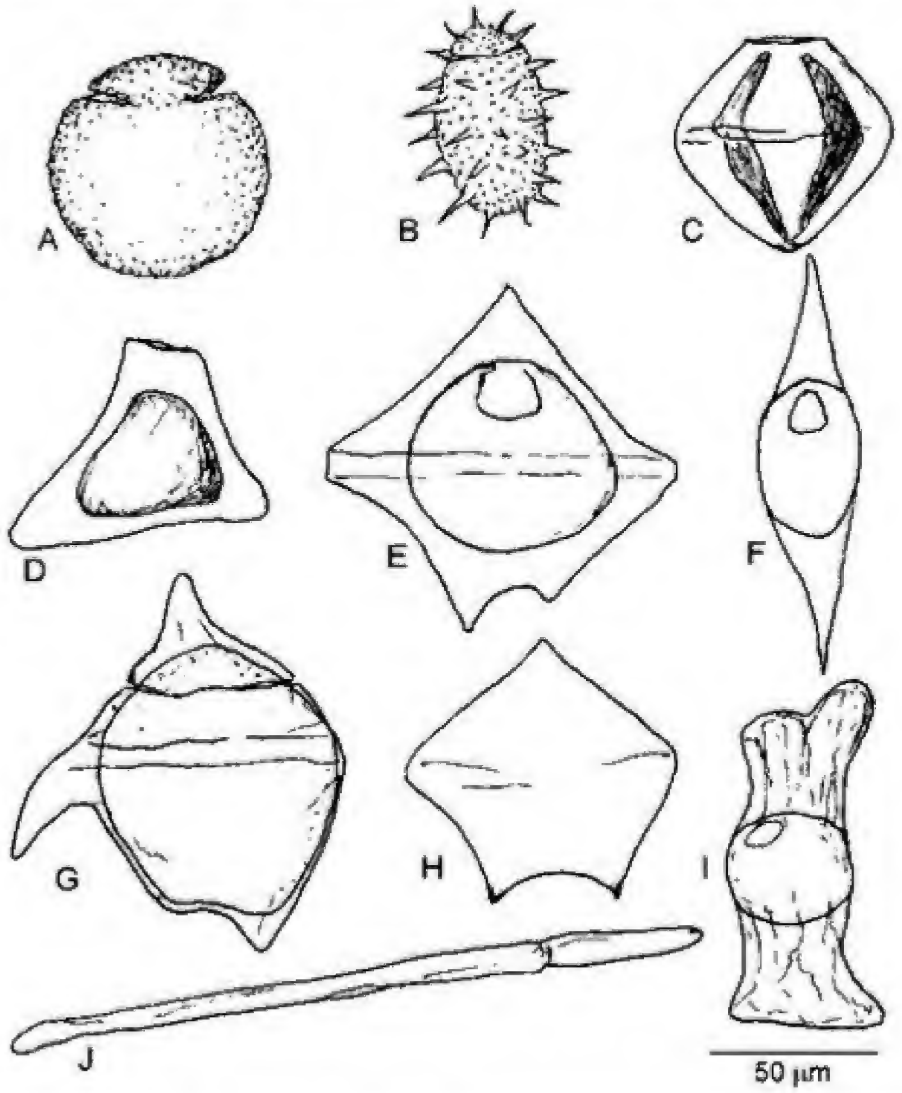


Figura 7.6 Alguns exemplos de formas bizarras de dinocistos que ocorrem no Brasil: (A) *Batiacasphaera*. (B) *Prolixosphaeridium*. (C) *Fromea*. (D) *Trigonopyxidia*. (E) *Rhombodinium*. (F) *Palaeocystodinium*. (G) *Endoceratium*. (H) *Lejeunecysta*. (I) *Codoniella*. (J) *Yolkinigymnium*.

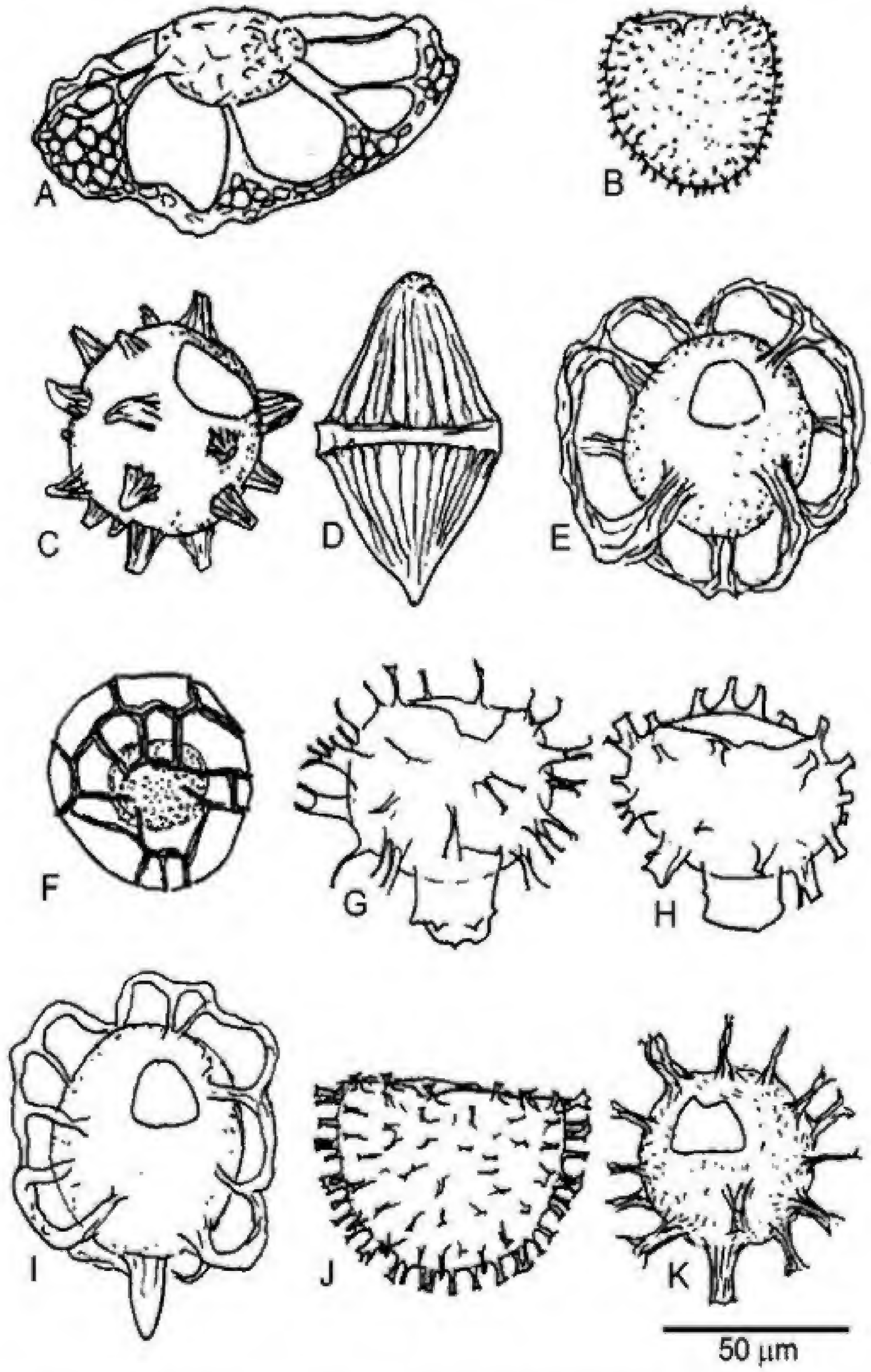


Figura 7.7 Outros exemplos de variações de formas entre dinocistos que ocorrem no Brasil (extraídos de Arai *et alii*, 2000): (A) *Balteocysta*. (B) *Circulodinium*. (C) *Conosphaeridium*. (D) *Dinogymnium*. (E) *Disphaerogena*. (F) *Endoscrinium*. (G-H) *Florentinia*. (I) *Gordiacysta*. (J) *Heterosphaeridium*. (K) *Walvisia*.

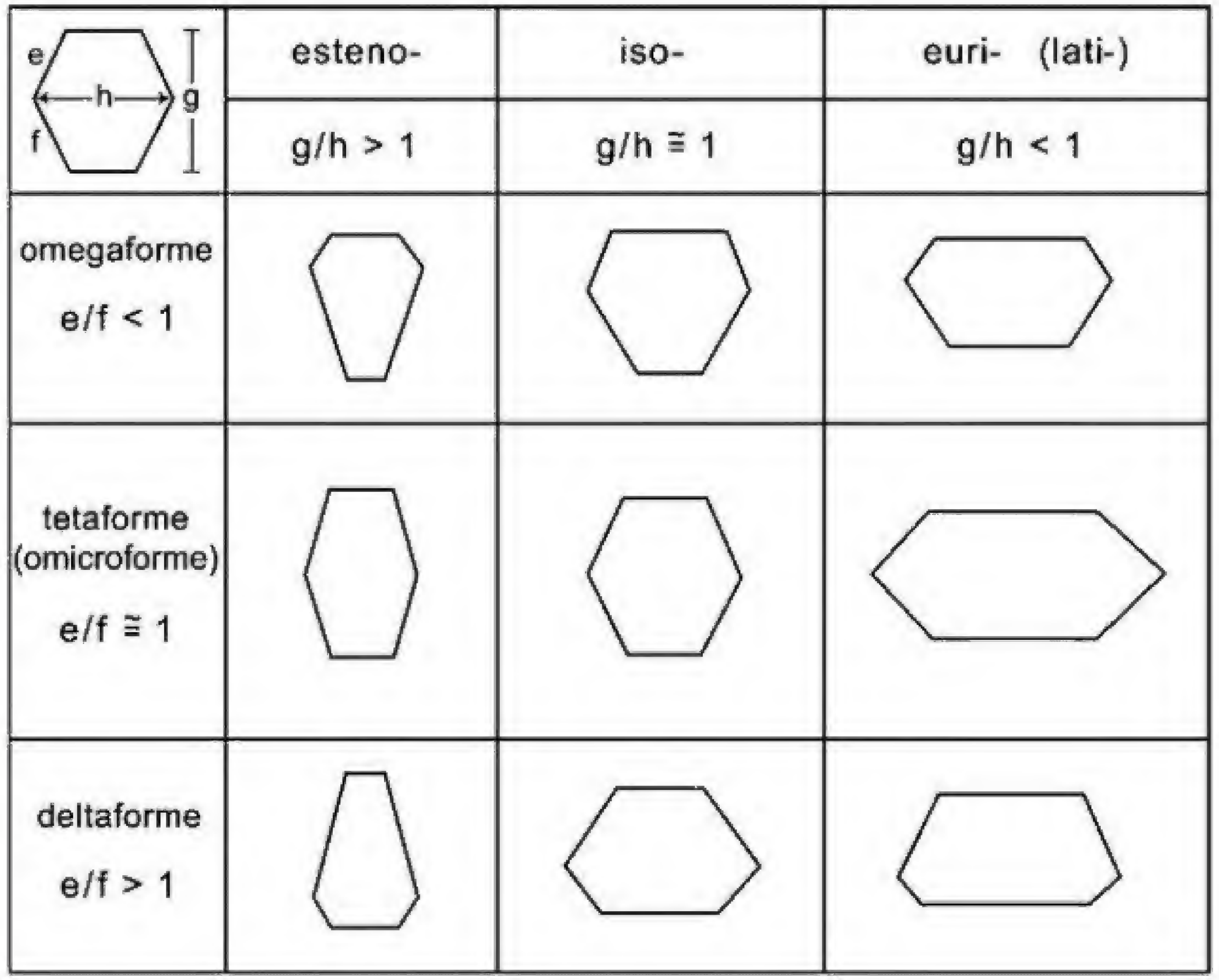


Figura 7.8 Tipologia de formas de arqueopilos observadas em dinocistos peridinioides.

Classificação

Por apresentarem tanto características animais (locomoção), quanto vegetais (parede celulósica e presença de pigmentos fotossintéticos), estes organismos foram reivindicados por zoólogos e botânicos até 1890, quando então passaram a ser classificados, em termos de nomenclatura sistemática, segundo o Código Internacional de Nomenclatura Botânica (C.I.N.B.), no Reino Vegetal. Entretanto, como proposto recentemente por Fensome *et alii* (1993), os dinoflagelados pertencem ao reino Protista, divisão Dinoflagellata, que por sua vez se divide em duas subdivisões (Dinokaryota e Syndinea), sendo a primeira (Dinokaryota) possuidora de quatro classes (Dinophyceae, Blastodiniphyceae, Noctiluciphyceae e uma classe indeterminada). Destas, apenas a classe Dinophyceae, subdividida em 13 ordens – Gymnodiniales, Ptychodiscales, Suessiales, Gonyaulacales, Peridiniales, Nannoceratopsiales, Dinophysiales, Prorocentrales, Desmocapsales, Phytodiniales e Thoracosphaerales, além de duas indeterminadas –, interessa aos estudos paleontológicos, pois nela se encontram todos os dinoflagelados produtores de cistos fossilizáveis.

Dos grupos taxonômicos sustentados pela classificação de Fensome *et alii* (1993), a família Arpyloraceae (subdivisão, classe e ordem indeterminadas) deixou de ser adotada, pois, segundo Le Hérissé *et alii* (2000), o táxon *Arpylorus antiquus* não pertence aos dinoflagelados.

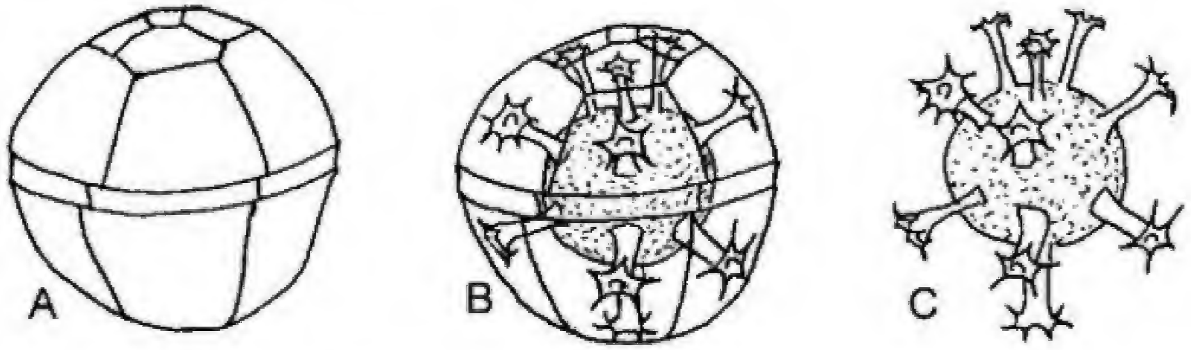


Figura 7.9 Esquema mostrando o mecanismo de formação de um cisto condensado a partir de uma teca gonyaulacoide: (A) Teca móvel. (B) Encistamento. (C) Cisto fossilizável.

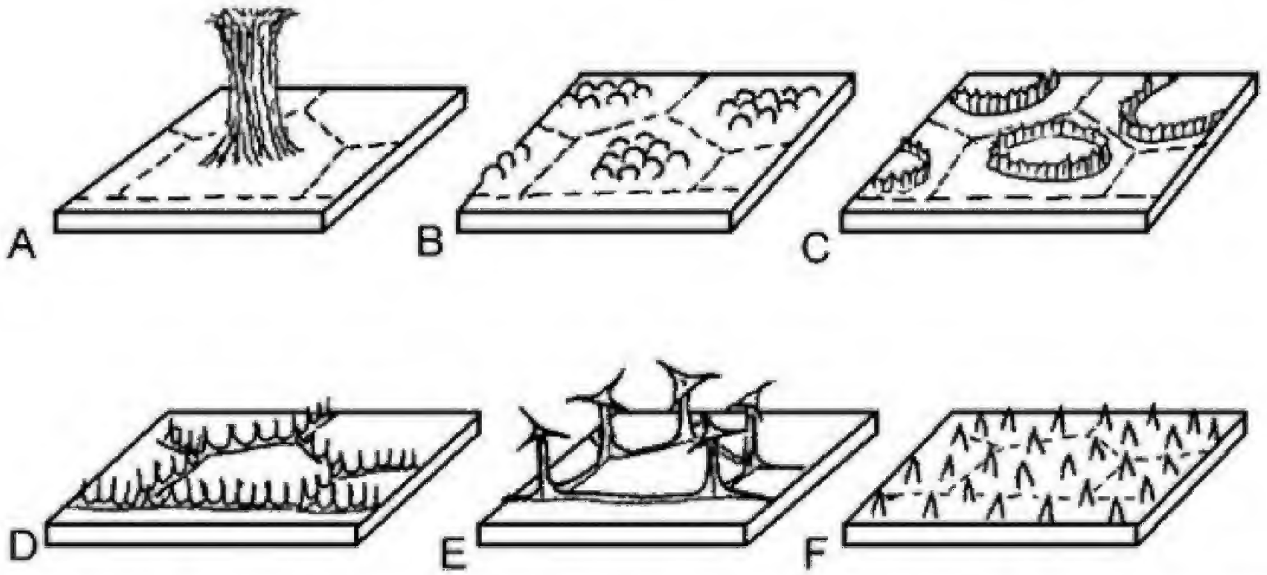


Figura 7.10 Tipos principais de processos: (A) Processo intratabular fibroso. (B) Processos verrugosos intratabulares. (C) Processo penitabular. (D) Processos suturais. (E) Processos gonais. (F) Processos atabulares.

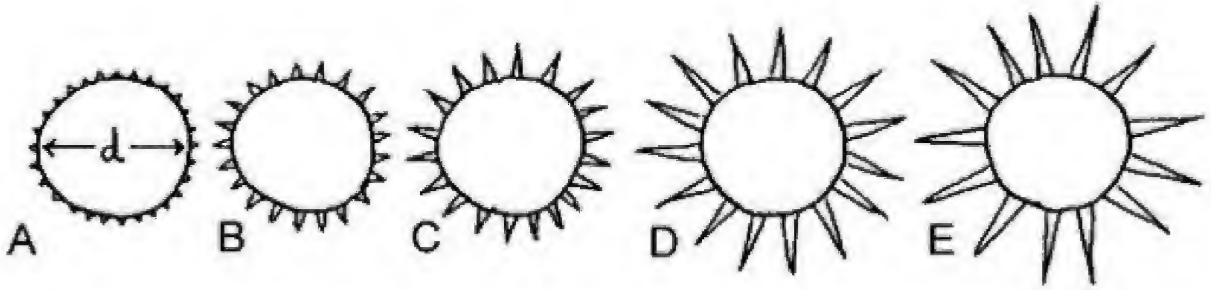


Figura 7.11 Definição dos cistos proximado, próximo-condensado e condensado: (A) Cisto proximado (processos < 0,1d). (B–C) Cisto próximo-condensado (0,1d < processos < 0,3d). (D–E) Cisto condensado (processos > 0,3d).

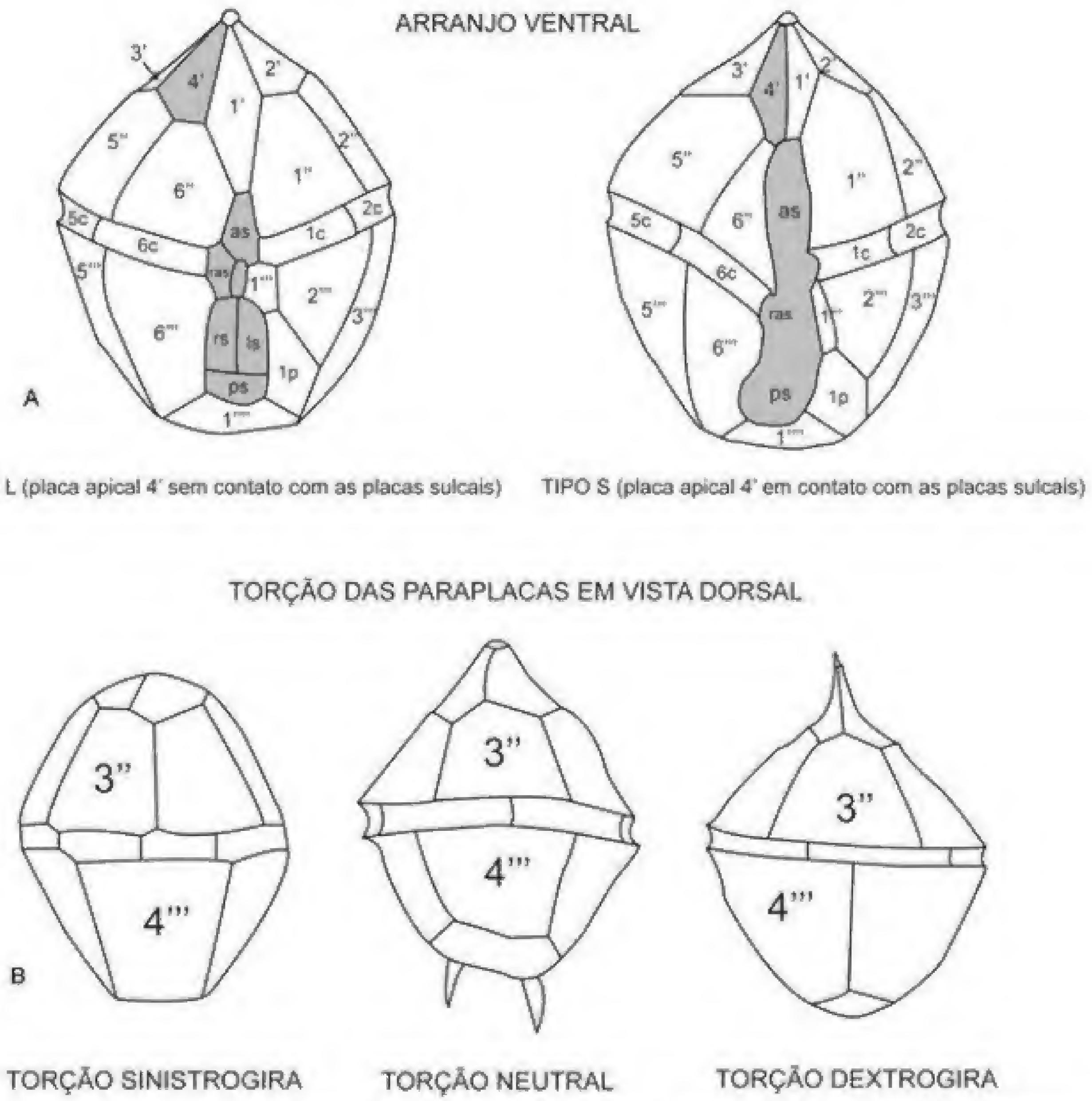

ARRANJO VENTRAL
3'
4'
1'
2'
5''
6''
1''
2''
5c
6c
as
1c
2c
ras
1'''
2'''
3'''
5'''
6'''
rs
ls
ps
1p
1''''
A
TIPO L (placa apical 4' sem contato com as placas sulcais)
TIPO S (placa apical 4' em contato com as placas sulcais)
TORÇÃO DAS PARAPLACAS EM VISTA DORSAL
3''
4'''
B
TORÇÃO SINISTROGIRA
TORÇÃO NEUTRAL
TORÇÃO DEXTROGIRA

Figura 7.12 Detalhes específicos da paratabulação, determinantes na classificação de cistos gonyaulacoides (modificado de Helenes, 2001).

A. Ordem Gymnodiniales

Família Gymnodiniaceae

Não tem registro fóssil, mas, tendo em vista a existência de algumas espécies viventes produtoras de cisto, não se descarta a possibilidade de ocorrerem fósseis desta família.

Família Polykrikaceae

Cistos de espécies desta família são registrados comumente em sedimentos quaternários. Cistos atribuíveis ao gênero *Polykrikos* ocorrem esporadicamente também no Cretáceo Superior.

Família Warnowiaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Actiniscaceae

Não tem cisto de parede orgânica; existem, no entanto, espécies fósseis representadas exclusivamente por esqueletos silicosos, abundantes no Terciário.

Família Dicroerismaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

B. Ordem Ptychodiscales

Família Brachydiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Amphitholaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Ptychodiscaceae

Das duas subfamílias existentes (Ptychodiscoideae e Dinogymnioideae), apenas a segunda é fóssil, sendo representada por espécies do plexo *Dinogymnium* (*Dinogymnium* plexus), exclusivo do Cretáceo Superior (figura 7.13).

> Os gêneros *Alisogymnium*, *Amphigymnium*, *Dinogymnium* (figuras 7.7D, 7.16U e 7.17A) e *Yolkinigymnium* (figuras 7.6J e 7.16T), pertencentes ao plexo *Dinogymnium*, constituem fósseis-guia importantes do final do Cretáceo, extinguindo-se ou no decorrer do Maastrichtiano, ou no limite Cretáceo – Terciário. Ocorrem em todas as bacias marinhas cretáceas do Brasil.

C. Ordem Suessiales

Grupo fóssil exclusivo do Triássico Superior – Jurássico Inferior (figura 7.13), contendo duas famílias (Symbiodiniaceae e Suessiaceae). Não tem registro no Brasil.

D. Ordem Gonyaulacales

Família Shublikodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Triássico-Jurássico Inferior (figura 7.13); sem registro conhecido no Brasil.

Família Mancodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio (figura 7.13); sem registro conhecido no Brasil.

Família Cladopyxiaceae

Tem cerca de 20 gêneros distribuídos do Jurássico ao Recente.

> No momento, os gêneros *Walvisia* (figura 7.7K) e *Microdinium* são os únicos da família Cladopyxiaceae registrados no Brasil. Mas, há expectativa de que outros *taxa* do Cretáceo (*Gillinia* e *Histiocysta*) e do Paleoceno (*Cladopyxidium*, *Fibradinium*, *Glyphanodinium* e *Subtilidinium*) venham a ser encontrados nas bacias brasileiras.

Família Scriniocassiaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio (figura 7.13); sem registro conhecido no Brasil.

Família Lotharingiaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico Inferior a Médio; sem registro conhecido no Brasil.

Família Pareodiniaceae

A maioria dos *taxa* desta família é exclusiva do Jurássico–Cretáceo Inferior.

> A família Pareodiniaceae é rara no Brasil. Até o momento, o registro de *Pareodinia* sp. no Albiano da Bacia de Santos, assinalado pela segunda autora deste capítulo, é o único do Brasil. Esta ocorrência está de acordo com o arcabouço bioestratigráfico de Williams & Bujak (1985) que admite a ocorrência da espécie *Pareodinia ceratophora* até o Albiano.

Família Gonyaulacaceae

É a maior família de dinoflagelado (figura 7.13), contendo cerca de 170 gêneros, distribuídos em quatro subfamílias – Leptodinioideae, Cribroperidinioideae, Gonyaulacoideae e uma subfamília indeterminada.

Subfamília Leptodinioideae

Grupo exclusivamente fóssil, abrangendo 41 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Terciário. No Brasil, conhecem-se *Leptodinium*, *Conosphaeridium* (figura 7.7C), *Endoscrinium* (figura 7.7F), *Kleithriasphaeridium* (figura 7.16P), *Litosphaeridium*, *Oligosphaeridium* (figura 7.16D, L), *Stanfordella*, *Tehamadinium*, *Occisucysta* e *Wrevittia*, no Cretáceo; e *Enneadocysta* e *Systematophora*, no Terciário.

Subfamília Cribroperidinioideae

Abrange 33 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Recente. No Brasil, conhecem-se *Apteodinium*, *Florentinia* (figura 7.7G, H), *Hapsocysta* e *Kallosphaeridium* (figura 7.16F), no Cretáceo; e *Achilleodinium*, *Carpatella*, *Cordosphaeridium*, *Damassadinium*, *Diphyes*, *Hystrichokolpoma*, *Lingulodinium*, *Muratodinium*, *Operculodinium*, *Samlandia* e *Thalassiphora*, no Terciário. Os gêneros *Cribroperidinium* (figura 7.16G, S) e *Disphaerogena* (figura 7.7E) são encontrados tanto no Cretáceo como no Terciário.

Subfamília Gonyaulacoideae

Abrange 31 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Recente. No Brasil, conhecem-se *Gonyaulacysta*, *Hystrichosphaeropsis* e *Pterodinium*, no Cretáceo; e *Impagidinium* e *Pentadinium*, no Terciário. Os gêneros *Achomosphaera* (figura 7.17C), *Cannosphaeropsis*, *Hafniasphaera*, *Nematosphaeropsis* e *Spiniferites* (figuras 7.16H e 7.17B) são encontrados tanto no Cretáceo como no Terciário. *Impagidinium* e *Spiniferites* são frequentes também em sedimentos quaternários.

Subfamília indeterminada (Família Gonyaulacaceae)

Neste agrupamento foram incluídos nada menos que 65 gêneros do intervalo Jurássico – Terciário, sendo a maioria de atribuição duvidosa. Desses, conhecem-se, no Brasil, *Callaiosphaeridium*, *Cometodinium*, *Coronifera*, *Dissiliodinium*, *Escharisphaeridia*, *Gordiacysta* (figura 7.7I), *Hystrichodinium*, *Hystrichosphaerina*, *Kiokansium*, *Pervosphaeridium*, *Protoellipsodinium*, *Surculosphaeridium* e *Trichodinium*, no Cretáceo; e *Fibrocysta* e *Melitasphaeridium*, no Terciário.

Família Ceratocoryaceae

Contém apenas dois gêneros (*Ceratocorys* e *Maghrebinia*). O primeiro, vivente, não tem cisto. Já o segundo, monoespecífico (*Maghrebinia perforata*), é fóssil do Cretáceo e pode ocorrer no Brasil.

Família Areoligeraceae

Grupo exclusivamente fóssil, presente no intervalo Jurássico Superior – Mioceno (Terciário) (figura 7.13); tem 19 gêneros conhecidos.

> Existem 12 gêneros de Areoligeraceae já registrados no Brasil: *Areoligera* (figura 7.17D), *Adnatosphaeridium*, *Canningia*, *Chiropteridium*, *Circulodinium* (figura 7.7B), *Cyclonephelium* (figura 7.16I), *Glaphyrocysta* (figura 7.17E, F), *Membranophoridium*, *Palynodinium*, *Schematophora*, *Senoniasphaera* e *Tenua*, todos estratigraficamente importantes.

Família Ceratiaceae

Contém 13 gêneros, sendo a maioria absoluta fóssil, apesar do gênero-tipo (*Ceratium*) ser vivente. Ocorre desde o final do Jurássico, e desaparece virtualmente no final do Cretáceo, não se registrando no Terciário (figura 7.13). Os gêneros cretáceos – *Endoceratium* (figura 7.6G), *Muderongia* (figura 7.16E), *Odontochitina* (figura 7.4A), *Pseudoceratium* (figura 7.16B, C) e *Xenascus* (figura 7.17G) são bem conhecidos e estratigraficamente importantes no Brasil.

Família Goniodomaceae

Contém poucos gêneros (cerca de 15 gêneros fósseis, distribuídos em quatro subfamílias – Goniodomoideae, Helgolandinioideae, Pyrodinioideae e Gambierdiscoideae.

Subfamília Goniodomoideae

Contém três gêneros, sendo *Heteraulacacysta* seu único representante fóssil que ocorre exclusivamente no Terciário.

Subfamília Helgolandinioideae

Contém quatro gêneros, sendo *Tuberculodinium* seu único representante fóssil que ocorre do Terciário (Oligoceno) ao Quaternário. O gênero vivente *Pyrophacus* produz cisto idêntico ao *Tuberculodinium*.

Subfamília Pyrodinioideae

Grupo constituído principalmente por fósseis, sendo o gênero-tipo *Pyrodinium* o único vivente. Dos 10 gêneros pertencentes a esta subfamília, conhecem-se cinco no Brasil – *Alisocysta*, *Dinopterygium*, *Homotryblium*, *Hystrichosphaeridium* e *Polysphaeridium* –, sendo *Alisocysta* e *Homotryblium* exclusivos do Terciário. Já os gêneros *Dinopterygium* e *Hystrichosphaeridium* são mais comuns no Cretáceo. *Polysphaeridium*, que é idêntico ao cisto de *Pyrodinium*, ocorre do Eoceno ao Recente.

A família Goniodomaceae está bem representada na seção miocênica do Grupo Barreiras que contém *Polysphaeridium* (figura 7.17H) e *Tuberculodinium*, além de outros gêneros de outras famílias (*Hystrichokolpoma*, *Lingulodinium*, *Operculodinium* e *Spiniferites*) (Arai, 1997).

Subfamília Gambierdiscoideae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Pyrocystaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Heterodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Crypthecodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família indeterminada (ordem Gonyaulacales, subordem indeterminada)

Contém cerca de 80 gêneros fósseis. Destes, pelo menos 15 já foram registrados no Brasil: *Atopodinium*, *Balteocysta* (figura 7.7A), *Batiacasphaera* (figura 7.6A), *Caligodinium*, *Cassiculosphaeridia*, *Chlamydophorella*, *Codoniella* (figura 7.6I), *Dapsilidinium*, *Downiesphaeridium*, *Exochosphaeridium*, *Flamingoia*, *Heterosphaeridium* (figura 7.7J), *Trigonopyxidia* (figura 7.6D), *Tanyosphaeridium* e *Xiphophoridium*.

E. Ordem Peridiniales

Família Heterocapsaceae

Contém 9 gêneros, todos jurássicos, com exceção de *Heterocapsa* (vivente) e *Angustidinium* (Albiano, Cretáceo).

Família Glenodiniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Peridiniaceae

É a segunda maior família de dinoflagelado (figura 7.13), contendo 86 gêneros, distribuídos em oito subfamílias – Palaeoperidinioideae, Deflandreoideae, Calciodinelloideae, Ovoidinioideae, Wetzelielloideae, Lithoperidinioideae, Peridinioideae e uma subfamília indeterminada.

Subfamília Palaeoperidinioideae

Contém cerca de 20 gêneros distribuídos no intervalo Jurássico – Quaternário. No Brasil, são conhecidos os gêneros *Chichaouadinium*, *Palaeoperidinium*, *Ginginodinium*, *Palaeohystrichophora* e *Subtilisphaera* (figuras 7.5J, K e 7.16A, J, N). São cretáceos, com exceção do primeiro que é conhecido também no Terciário.

Subfamília Deflandreoideae

É a maior subfamília da família Peridiniaceae, contendo 35 gêneros. É exclusivamente fóssil, ocorrendo sobretudo no intervalo Cretáceo Superior – Paleógeno. No Brasil, conhecem-se *Alterbidinium*, *Amphidiadema* (figura 7.5A), *Andalusiella*, *Chatangiella* (figura 7.5D), *Eurydinium*, *Isabelidinium* (figuras 7.5E, F e 7.16Q), *Nelsoniella* (figura 7.5H), *Satyrodinium*, *Senegalinium* (figura 7.5I), *Spinidinium* (figuras 7.16M e 7.17L), *Vozzhennikovia* e *Xenikoon* (figura 7.5L), no Cretáceo; e *Cerodinium* (figuras 7.5C e 7.17I, J, K), *Deflandrea*, *Manumiella* (figura 7.5G), *Palaeocystodinium* (figura 7.6F) e *Trithyrodinium*, tanto no Cretáceo, como no Terciário.

A subfamília Deflandreoideae contém vários fósseis-guia importantes do Cretáceo Superior, sendo destaques as espécies *Isabelidinium cooksoniae* e *Nelsoniella aceras* que respectivamente marcam biozonas no Campano-maastrichtiano (Lana & Roesner, 2002) e Campano-santoniano (Arai & Botelho, 1996).

Subfamília Calciodinelloideae

É representada por cistos calcários que aparecem normalmente em lâminas petrográficas de calcilutitos. Mundialmente, ocorre no intervalo Cretáceo – Recente. No Brasil, é particularmente frequente no Cretáceo médio (Albo-cenomaniano) (Dias-Brito, 1995).

Subfamília Ovoidinioideae

Contém cerca de 15 gêneros do intervalo Cretáceo – Paleógeno. No Brasil, conhecem-se *Ascodinium*, *Craspedodinium*, *Leberidocysta* e *Ovoidinium*, todos do Cretáceo.

Subfamília Wetzelielloideae

Grupo exclusivamente fóssil, característico do Paleógeno. Contém sete gêneros – *Apectodinium*, *Charlesdowniea*, *Dracodinium*, *Kisselovia*, *Rhombodinium* (figura 7.6E), *Wetzeliella* e *Wilsonidium* –, todos presentes no Brasil.

Subfamília Lithoperidinioideae

É representada por cistos silicosos; conhecem-se apenas dois gêneros do Terciário – *Jusella* e *Lithoperidinium*.

Subfamília Peridinioideae

Grupo representado por dinoflagelados viventes de água doce, cujos raros cistos são conhecidos de sedimentos quaternários; contém quatro gêneros: *Durinskia*, *Kansodinium*, *Kryptoperidinium* e *Peridinium*.

Subfamília indeterminada (família Peridiniaceae)

Este agrupamento reúne seis gêneros – *Maduradinium*, *Morkallacysta*, *Muiradinium*, *Pentapharsodinium*, *Talimudinium* e *Zhongyuandinium* – que ocorrem no intervalo Cretáceo – Recente. Nenhum deles foi registrado no Brasil.

Família Protoperidiniaceae

Tem duas subfamílias (Protoperidinioideae e Diplopsalioideae).

Subfamília Protoperidinioideae (Congruentidiaceae)

Contém cerca de 20 gêneros e ocorre do Cretáceo Superior ao Recente (figura 7.13). No Brasil, conhecem-se *Lejeunecysta* (figura 7.6H), *Phelodinium* e *Selenopemphix*, comuns no Cenozoico. *Phelodinium* é registrado também no Cretáceo.

Subfamília Diplopsalioideae

Contém 11 gêneros, todos holocênicos, e a maioria vivente.

Família Podolampaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família indeterminada (ordem Peridiniales, subordem Peridiniineae)

Este grupo contém quatro gêneros – *Amphidiniopsis* (vivente), *Bellatudinium* (Cretáceo Superior e Eoceno), *Octodinium* (Eoceno) e *Umbodinium* (Albiano) – que, embora não tenham registros até o momento, podem ocorrer no Brasil.

F. Ordem indeterminada (classe Dinophyceae, subclasse Peridiniphycidae)

Família Comparodiniaceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico–Cretáceo Inferior (figura 7.13), contendo apenas dois gêneros (*Valvaeodinium* e *Biorbifera*); sem registro conhecido no Brasil.

Família Oxytoxaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Stephanelytraceae

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico; sem registro no Brasil.

Família Dollidiniaceae

Grupo fóssil, contendo apenas dois gêneros (*Dollidinium* e *Hologinella*); sem registro conhecido no Brasil. Os materiais típicos dos dois gêneros provêm do Jurássico/ Cretáceo Inferior, mas, como existem espécies de *Horologinella* descritas no Cretáceo–Terciário, não se descarta a possibilidade desta família vir a ser registrada em bacias brasileiras.

Família indeterminada

Tem 34 gêneros distribuídos do Triássico ao Recente; nenhum deles é conhecido no Brasil, mas, potencialmente, podem ocorrer *Apiculadinium*, *Lunatadinium*, *Palaeoglenodinium*, *Palaeotetradinium*, *Pseudostephodinium* e *Stenopyxinium*, no Cretáceo; e *Mikropithon*, *Palaeohystrichodinium*, *Pseudodeflandrea* e *Pseudokomewuia*, no Terciário.

G. Ordem Nannoceratopsiales

Grupo fóssil exclusivo do Jurássico, contendo apenas uma família (Nannoceratopsiaceae). Não tem registro no Brasil.

H. Ordem Dinophysiales

Família Amphisoleniaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Oxyphysiaceae

Não tem espécies fósseis conhecidas.

Família Dinophysiaceae

Contém sobretudo espécies viventes sem cistos. Apenas o gênero *Ternia* do Jurássico Médio é seu representante fóssil. Outro candidato para esta família é o gênero *Paleodinophysis* do Devoniano, o qual Williams *et alii* (1998) considerou como táxon problemático. De qualquer modo, nenhum desses gêneros é registrado no Brasil.

I. Ordem Prorocentrales

Grupo sem representação fóssil.

J. Ordem Desmocapsales

Grupo sem representação fóssil.

K. Ordem Phytodiniales

Grupo sem representação fóssil.

L. Ordem Thoracosphaerales

Contém apenas uma família (Thoracosphaeraceae) representada exclusivamente por espécies com teca calcária. *Thoracosphaera* é comum no Recente, mas, segundo Jafar (1979), seus registros mais antigos podem remontar ao Triássico.

Devido a seu tamanho e sua composição química, *Thoracosphaera* vem sendo estudada nas preparações de nanofósseis calcários. No Brasil, é observado frequentemente no Quaternário e na adjacência do limite Cretáceo–Terciário.

M. Ordem indeterminada (Classe Dinophyceae, Subclasse Indeterminada)

Família indeterminada

Contém cerca de 10 gêneros, incluindo viventes e fósseis registrados no Jurássico–Cretáceo. No Brasil, o único representante conhecido desta ordem é o gênero *Prolixosphaeridium* (figura 7.6B), observado em sedimentos cretáceos.

Chave de Identificação das Famílias e Subfamílias de Dinoflagelados Fósseis que Ocorrem no Brasil

Este item foi inspirado na chave de identificação das famílias botânicas publicada por Joly (1977). A presente chave é constituída por 10 tópicos numerados em negrito. Cada tópico contém número variável de parágrafos que, quando não terminam em nome de família ou subfamília, terminam em outro número em negrito que indica o próximo tópico a ser consultado. Evidentemente, a pesquisa termina ao chegar a nome de família ou subfamília.

A chave foi elaborada para servir aos pesquisadores dedicados ao estudo de materiais brasileiros. Assim, não fazem parte da chave as famílias que não ocorrem nas bacias brasileiras.

Divisão Dinoflagellata

Subdivisão Dinokaryota

Classe Dinophyceae

1 a) Cisto orgânico – **2**
b) Constituição calcária – **9**
c) Constituição silicosa – **10**

2 a) Paratabulação gonyaulacoide (6 paraplacas pré-cingulares, 6 pós-cingulares e 1 antapical; arranjo assimétrico das paraplacas apicais) – **3**
b) Paratabulação peridinioide (7 paraplacas pré-cingulares, 5 pós-cingulares e 2 antapicais) – **6**
c) Paratabulação não gonyaulacoide, nem peridinioide – **8**

3 a) Cisto com hipocisto muito maior que epicisto.
Família **Cladopyxiaceae**

b) Cisto ovoide alongado com chifre apical e arqueopilo intercalar composto.
Família **Pareodiniaceae**
c) Cisto com sulco centralizado, sem compressão dorsoventral.
Família **Gonyaulacaceae – 5**
d) Cisto com sulco descentralizado à esquerda, com acentuada compressão dorsoventral.
Família **Areoligeraceae**
e) Cisto com paraplacas 4" e 5" fundidas; torção dextrogira acentuada (*Maghrebinia*).
Família **Ceratocoryaceae**
f) Cisto ceratioide com sulco descentralizado à esquerda, compressão dorsoventral; tem pelo menos três chifres.
Família **Ceratiaceae**
g) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias acima – **4**

4 a) Cisto sem compressão, com paraplaca sulcal posterior deslocada à direita.
Família Goniodomaceae, Subfamília **Goniodomoideae**
b) Cisto com arqueopilo antapical (*Tuberculodinium*).
Família Goniodomaceae, Subfamília **Helgolandinioideae**
c) Cisto com paraplaca sulcal posterior centralizada.
Família Goniodomaceae, Subfamília **Pyrodinioideae**
d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das subfamílias acima.
Ordem Gonyaulacales, Família indeterminada

5 a) Cisto com arranjo ventral do tipo L e torção neutral a sinistrogira.
Subfamília **Leptodinioideae**
b) Cisto com arranjo ventral do tipo L e torção dextrogira.
Subfamília **Cribroperidinioideae**
c) Cisto com arranjo ventral do tipo S.
Subfamília **Gonyaulacoideae**
d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das subfamílias (a, b, c).
Subfamília indeterminada

6 a) Cisto com 5 paraplacas apicais.
Família **Heterocapsaceae**
b) Cisto com 4 a 6 paraplacas cingulares; sutura cingular presente também na face dorsal.
Família **Peridiniaceae – 7**
c) Cisto com 3 paraplacas cingulares; sutura cingular ausente na face dorsal.
Família **Protoperidiniaceae**
d) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias (a, b, c).
Ordem Peridiniales, Família indeterminada

7 a) Cavação incipiente; arqueopilo composto (intercalar + pré-cingular).
Subfamília **Palaeoperidinioideae**
b) Arqueopilo intercalar com paraplaca 2a hexagonal.
Subfamília **Deflandreoideae**
c) Arqueopilo apical composto com participação de pelo menos uma paraplaca intercalar.
Subfamília **Ovoidinioideae**
d) Cisto romboide a pentagonal com arqueopilo quadrilateral.
Subfamília **Wetzelielloideae**

8 a) Cisto multicelado.
Família **Polykrikaceae**
b) Cisto bicônico, ovoide ou elipsoide alongado; paracíngulo conspícuo; arqueopilo apical minúsculo, às vezes indistinto.
Família **Ptychodiscaceae**
c) Cisto que não se enquadra em nenhuma das famílias acima (a, b).
Família indeterminada (Subclasse indeterminada, Ordem indeterminada)

9 a) Cisto calcário peridinioide.
Família Peridiniaceae, Subfamília **Calciodinelloideae**
b) Teca esférica pequena (nanofóssil calcário).
Família **Thoracosphaeraceae**

10 a) Cisto silicoso.
Família Peridiniaceae, Subfamília **Lithoperidinioideae**
b) Endoesqueleto silicoso.
Família **Actiniscaceae**

Distribuição Estratigráfica

No mundo, dinoflagelados fósseis ocorrem desde o Triássico Superior. A partir do Jurássico Superior, o grupo apresenta uma notável diversificação, atingindo máximos no Cretáceo e Paleógeno e diminuindo significativamente em direção ao Quaternário e Recente (figura 7.14). Atualmente, apenas cerca de **10%** dos dinoflagelados viventes, todos marinhos, produzem cistos fossilizáveis.

As bacias sedimentares brasileiras, por terem passado pela fase geocrática – caracterizada pela predominância de terras emersas e sedimentação continental – no tempo compreendido entre o Neotriássico e o Eocretáceo, não possuem espécies de dinoflagelados exclusivos dessa idade. Associações palinológicas ricas em dinocistos passam a ocorrer somente a partir do Cretáceo médio, mais precisamente a partir do Aptiano. O registro brasileiro mais antigo de dinocisto provém do Aptiano inferior da Bacia de Almada (Lana & Pedrão, 2000a, b) e da Bacia de Pelotas (Arai *et alii*, 2006). No final do Aptiano, ocorreram frequentes florações de dinoflagelados, cujos registros constituem a Ecozona *Subtilisphaera*, caracterizada pela associação microfitoplanctônica de alta densidade e baixa diversidade (Regali, 1989; Arai *et alii*, 1994; Antonioli & Arai, 2002). Mas, é a partir do Albiano, quando ocorreu a instalação definitiva do Oceano Atlântico ao largo do atual território brasileiro, que os dinoflagelados passam a ser elementos conspicuamente presentes nos sedimentos das bacias da margem continental.

Ecologia

Dentre as espécies de dinoflagelados atuais, 90% são marinhas, constituindo cerca de 20% do fitoplâncton marinho (Monteil *et alii*, 1993). São particularmente abundantes em alguns oceanos (e. g., Mar Vermelho e Oceano Índico), onde podem perfazer 70% do fitoplâncton. Como produtores primários, representam um importante componente da base da cadeia alimentar marinha.

Os dinoflagelados são organismos termófilos. Para a maioria das espécies viventes, a isoterma 15–16°C é uma fronteira de distribuição geográfica. São notadamente mais abundantes e diversificados nas águas tropicais, mornas, do que nas temperadas (Wall *et alii*, 1977). Podem ser distinguidas espécies cosmopolitas, temperadas, tropicais e intertropicais, cujas distribuições são controladas pelas grandes faixas de isotermas latitudinais. Espécies cosmopolitas latitudinais não são representadas apenas por espécies oceânicas planctônicas, mas incluem formas neríticas e bentônicas, de distribuição circunglobal. Esta distribuição geral latitudinal pode ser afetada por fatores como a atuação de grandes correntes oceânicas superficiais (correntes do Brasil e do Golfo) e por ressurgências de águas frias em áreas tropicais (Masure, 1991).

Dinoflagelados são encontrados nos mais diversos meios, de marinhos (desde ambientes transicionais – lagunares e estuarinos –, costeiros, até oceânicos) a continentais de águas doces (fluviais e lacustres). E, mesmo as águas intersticiais de areias de praia e até a neve podem conter alguns espécimes. Entretanto, é no plâncton marinho que se encontra seu domínio principal, desenvolvendo-se preferencialmente em ambientes neríticos de baixas a médias latitudes, onde fatores como disponibilidade de nutrientes, oxigenação, luminosidade, temperatura e salinidade são mais favoráveis aos seus ciclos vitais (Wall *et alii*, 1977).

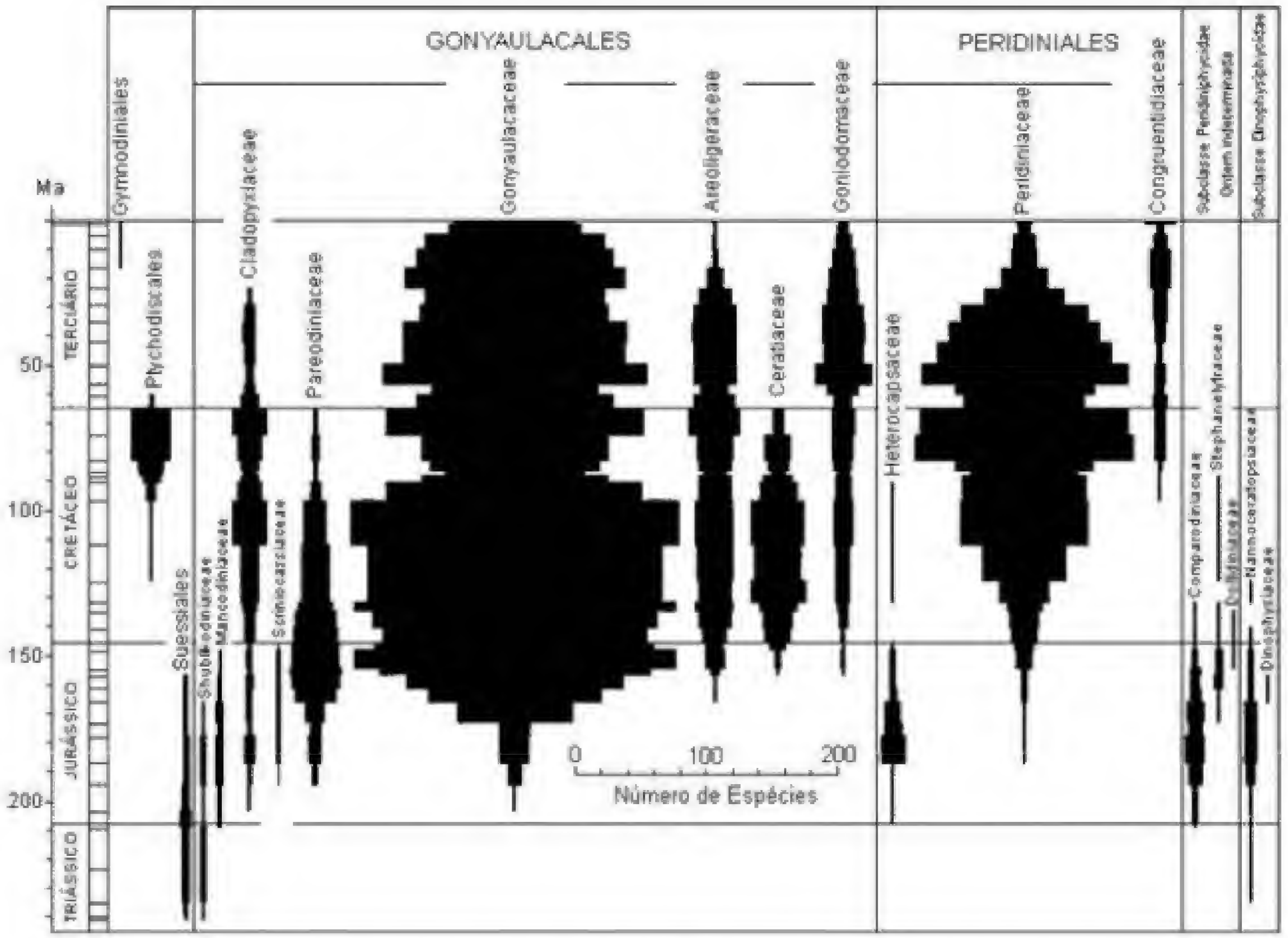


Figura 7.13 Variação da diversidade em famílias de dinoflagelados ao longo do tempo geológico (MacRae, 2002a). Obs.: O diagrama apresenta algumas divergências em relação ao trabalho de Fensome *et alii* (1993), mas serve para explanar as principais tendências.

Espécies oceânicas vivem em concentrações de sais entre 20‰ e 30‰, e raramente em concentrações superiores a 40‰. A produtividade de dinoflagelados é fortemente inibida em ambientes de baixa salinidade, existindo, no entanto, espécies eurihalinas tolerantes a grandes oscilações de salinidade, típicas de ambientes costeiros (lagunares e estuarinos), onde as salinidades podem variar entre extremos de 4‰ a 64‰ (Masure, 1991). Ambientes hipersalinos (> 70‰) também podem abrigar algumas poucas espécies, como relatado por Morzadec-Kerfourn (1983). No Brasil, temos o exemplo da Lagoa Vermelha (Estado do Rio de Janeiro) que ostenta dinoflagelados, apesar de suas águas tornarem-se hipersalinas em estações menos chuvosas.

Os dinoflagelados atuais são abundantes na zona fótica, onde apresentam seu estágio móvel. Concentram-se preferencialmente em profundidades entre 20 e 70 m em águas claras e nos primeiros 10 m em condições de águas turvas. A turbidez das águas inibe a produtividade dos dinoflagelados. Espécies umbrícolas podem viver abaixo de 70 m de profundidade. Em geral dinoflagelados são capazes de realizar migrações verticais importantes, segundo ritmos circadianos, mesmo em ambientes sob forte ação de marés.

Os dinoflagelados, como os demais componentes do fitoplâncton, são fortemente dependentes das quantidades de nitratos e fosfatos dissolvidos, sendo a ausência destes últimos um fator limitante ao seu desenvolvimento. Aportes superficiais de nutrientes, via descargas fluviais ou via ressurgências, que reciclam nutrientes depositados no fundo, provocam explosões das populações fitoplanctônicas.

As popularmente chamadas "marés vermelhas" constituem geralmente explosões populacionais (*blooms*) – até 20 milhões de células por litro –, muitas vezes monoespecíficas. *Blooms* de dinoflagelados são particularmente frequentes em regiões costeiras abrigadas (baías, enseadas e golfos) de águas quentes e calmas, sob influxos fluviais. Nos eventos conhecidos como FAN (Floração de Algas Nocivas), altas concentrações de toxinas secretadas por estes organismos podem provocar mortandade entre as faunas bentônica e planctônica, com consequências em toda a cadeia alimentar.

Distribuição de Dinocistos em Sedimentos de Fundo

Enquanto os fatores ecológicos controlam basicamente a produtividade primária dos dinoflagelados, as quantidades de dinocistos presentes nos sedimentos não refletem de uma maneira direta e simples a produtividade. Primeiro, porque as formas imóveis (dinocistos), encontradas nos sedimentos superficiais, representam apenas uma pequena parte da assembleia planctônica vivente na zona fótica, e também porque sua distribuição é dependente dos processos hidrodinâmicos e sedimentares.

Dinocistos comportam-se como partículas sedimentares de granulometria fina. Geralmente apresentam dimensões compatíveis com silte médio a grosso (16–62 μm), mas são hidrodinamicamente equivalentes a silte fino a argila (≈ 15 μm), sendo depositados preferencialmente em sedimentos argilo-sílticos, raramente ocorrendo em areias limpas ou depósitos mais grossos (Dale, 1976). Davey & Rogers (1975) analisando sedimentos de fundo atuais, dispostos ao longo de um perfil costa–talude da margem continental da Namíbia (Sudoeste da África), verificaram que as maiores abundâncias de dinocistos acompanham os maiores teores de lama nos sedimentos.

Estudos de abundâncias absolutas (expressas em número de cistos por cm^3 ou grama de sedimento) de dinocistos nos sedimentos marinhos mostram uma relação do aumento das concentrações com o perfil batimétrico "proximal–distal" (*inshore–offshore*), refletindo basicamente uma conjunção das condições de aumento de salinidade com a diminuição da diluição siliciclástica (Müller, 1959; Balch *et alii*, 1983). Este aumento é notável ao longo da plataforma, desde as áreas estuarinas/costeiras até atingir concentrações máximas na plataforma externa e na parte superior do talude continental. Após estes máximos, as concentrações decaem significativamente com a continuação do aumento batimétrico e da distância da linha de costa (Davey & Rogers, 1975). Mas esta relação não ocorre necessariamente de uma maneira linear, sendo afetada por fatores como eventos sazonais de ressurgência, mudanças nos padrões de circulação de correntes marinhas, retrabalhamento de sedimentos, entre outros.

Composição das Assembleias de Dinocistos e as Implicações Ambientais

Variações latitudinais das distribuições de dinocistos refletem as grandes faixas climáticas globais. Estudos de sedimentos de fundo atuais do oceano Atlântico Norte permitiram o reconhecimento de distintas assembleias de dinocistos, controladas pelas diferentes faixas latitudinais e condições climáticas (Wall *et alii*, 1977; Harland, 1983; Turon, 1984). Estes estudos, que compararam faixas latitudinais notadamente distintas (águas frias, de regiões temperadas; e águas quentes, de regiões tropicais), demonstraram que a temperatura das águas superficiais é um fator fundamental na distribuição qualitativa dos dinocistos nos sedimentos.

Wall *et alii* (1977) observaram uma estreita coincidência entre as posições nas quais ocorrem importantes modificações nas assembleias de dinocistos dos sedimentos de fundo e os "limites" dos padrões de circulação atuantes nas águas superficiais. Estes "limites hidrodinâmicos" geralmente são marcados por descontinuidades de temperatura e salinidade e representariam grosseiramente o "afloramento" das termoclinas e haloclinas, nas áreas plataformais. Estas variações nos padrões de salinidade e temperatura, ao longo do gradiente *inshore–offshore*, teriam um efeito direto nas comunidades fitoplanctônicas, com reflexos nas composições das assembleias de fundo. Os dois principais limites a afetarem a distribuição de dinocistos seriam aqueles que separam corpos d'água estuarinos de neríticos, e neríticos das águas oceânicas (Wall *et alii*, 1977). De acordo com Tyson (1995), a posição aproximada destes limites pode ser relativamente estável durante significativos intervalos de tempo, conduzindo a um provincialismo microflorístico/faunístico persistente, afetado apenas por fatores como variações climáticas, variações do nível do mar e da topografia submarina.

Morfologia dos Cistos e Interpretações Ambientais

A relação entre morfologia dos cistos e sua distribuição geográfica, utilizada por diversos autores para interpretações de variações ambientais é um assunto ainda controverso. Segundo Morzadec-Kerfourn (1983), não existe nenhuma ligação aparente entre morfologia dos cistos e sua posição geográfica. Dale (1983) afirma que as distribuições observadas entre os cistos atuais não fornecem evidências que suportem a concepção de que morfologias dos cistos sejam funcionais. O gênero atual encistante *Impagidinium* apresenta uma distribuição tipicamente oceânica e caracteriza-se por sua morfologia proximada. No entanto, existe uma generalização entre os palinólogos, de que formas de parede espessa, com processos curtos ou proximadas, seriam indicativas de ambientes litorâneos (ou proximais) enquanto abundâncias de cistos condensados (com processos longos e maior flutuabilidade) de paredes finas e mais delicadas caracterizariam ambientes marinhos abertos, neríticos a oceânicos (Scull *et alii*, 1966; Davey, 1970; Davey & Rogers, 1975; Sarjeant *et alii*, 1987; Tyson, 1989, entre outros). Mesmo que esta generalização seja procedente, e as formas condensadas particularmente tenham uma distribuição seletiva, é questionável se esta seleção resulta simplesmente de processos hidrodinâmicos ou é um reflexo de morfologias funcionais entre os dinoflagelados encistantes (Tyson, 1995).

Harland (1973) introduziu o uso da *Gonyaulacacean ratio* (razão entre as diversidades específicas de morfotipos gonyaulacoides-G e de peridinioides-P ou "razão Gonyaulacoide"), como um "possível guia" para indicar variações de salinidade e proximidade da linha de costa. Esta razão baseia-se no número de espécies destes grupos, e não no número de indivíduos dos mesmos. Nos sedimentos modernos esta razão aumenta de cerca de 0,5 a 18, dos sedimentos litorâneos aos sedimentos marinhos abertos.

A razão P (peridinioides)/G (gonyaulacoides), baseada no número de indivíduos destes dois grupos pode ser útil em interpretações ambientais, como demonstrado por Powell *et alii* (1990) no estudo de sedimentos quaternários do talude da costa do Peru. Os autores mostraram uma correlação positiva entre aumentos desta razão e aumentos na intensidade da ressurgência, o que já havia sido observado por Wall *et alii* (1977). Formas peridinioides seriam particularmente favorecidas em águas mais frias ascendentes nos fenômenos de ressurgência, e esta relação pode ser explicada pelo fato destas formas serem heterotróficas, seja saprófitas ou predadoras de diatomáceas, cuja produtividade é intensa nestes eventos (Powell *et alii*, 1990; Marret, 1994).

No registro sedimentar, assembleias dominadas por formas peridinioides, que em geral apresentam baixas diversidades específicas, têm sido usualmente interpretadas como indicativas de ambientes lagunares, estuarinos ou salobros (Downie *et alii*, 1971; Jain & Millepied, 1975; Leckie *et alii*, 1990), enquanto aquelas dominadas por gonyaulacoides representariam fácies depositadas sob condições marinhas normais (salinidades "normais") (Marshall & Batten, 1988; Courtinat & Schaaf, 1990; Köthe, 1990; Wilpshaar & Leereveld, 1994). Porém, associações de dinocistos de ambientes estuarinos atuais podem apresentar tanto aumentos na abundância relativa de formas peridinioides, quanto predomínio de formas gonyaulacoides (Tyson, 1995).

Evidentemente as "razões Gonyaulacoides" e baixas diversidades não podem ser interpretadas exclusivamente como resultantes de variações de salinidades. Os eventos de ressurgência, que absolutamente não implicam em baixas salinidades, podem ser responsáveis por baixas "razões Gonyaulacoides" e baixas diversidades de dinocistos, mesmo em áreas marinhas "normais". Outros fatores, como destruição das delicadas formas de peridinioides durante o processamento palinológico ou o provincialismo existente entre os gêneros do grupo (Lentin & Williams, 1980; Lana & Botelho Neto, 1989), poderiam responder por variações desta natureza, observadas nas associações fósseis.

Aplicações

Apesar de existirem alguns dinocistos de origem não marinha, é em seções marinhas que os dinocistos são encontrados em quantidade e diversidade apreciáveis, permitindo sua aplicação regular. Sua importância no mundo aumentou significativamente após a crise de petróleo da década de 1970, quando o preço majorado do "ouro negro" motivou a exploração, antes antieconômica, de muitas das bacias sedimentares submersas (*offshore*), onde predominam os sedimentos marinhos. Os dinoflagelados têm a vantagem de serem ecologicamente menos exigentes do que nanofósseis (cocolitoforídeos) e a maioria dos foraminíferos de testa calcária, sendo capazes de marcar sua presença mesmo em ambientes marinhos incipientes (Arai & Coimbra 1990; Arai *et alii*, 1994; Lana & Pedrão, 2000 a,b; Pedrão & Lana, 2000; Antonioli, 2001; Carvalho, 2001; Antonioli & Arai, 2002).

No mundo, o acúmulo de dados oriundos de poços exploratórios de petróleo fez com que, a partir de 1980, passassem a ser produzidos esquemas consistentes de zoneamento bioestratigráfico baseados em dinocistos (Williams & Bujak, 1985; Helby *et alii*, 1987; Powell, 1992), trabalhos estes hoje considerados clássicos. No Brasil, embora algumas aplicações bioestratigráficas de dinoflagelados tenham sido ensaiadas antes (Regali, 1971, 1980; Regali *et alii*, 1974 a,b), a proposição de esquemas baseados exclusivamente em dinoflagelados aconteceu somente a partir de 1990 (Arai, 1992, 1994; Arai & Botelho, 1996; Lana, 1997; Lana & Roesner, 2002; Lana *et alii*, 2002; Sarkis *et alii*, 2002).

> A rápida evolução morfológica dos cistos de dinoflagelados, aliada ao hábito planctônico de seus genitores e às distribuições frequentemente cosmopolitas de espécies com eventos de surgimento e extinção bem conhecidos, confere ao grupo um excelente potencial biocronoestratigráfico. E, de fato, a maior aplicação de dinoflagelados fósseis pré-quaternários é a bioestratigrafia.

Com o amadurecimento de esquemas bioestratigráficos, as análises estratigráficas integradas com incorporação maciça de dados baseados em dinoflagelados vêm se tornando cada vez mais frequentes.

Outra aplicação é a interpretação paleoambiental baseada em determinadas espécies ou associações de *taxa* capazes de indicar condições paleoecológicas específicas. A determinação de "ecogrupos-guias" ainda é incipiente no Terciário e no Cretáceo, mas algumas tentativas concretas já vêm sendo realizadas (Köthe, 1990; Lana, 1998) (figuras 7.15 e 7.16).

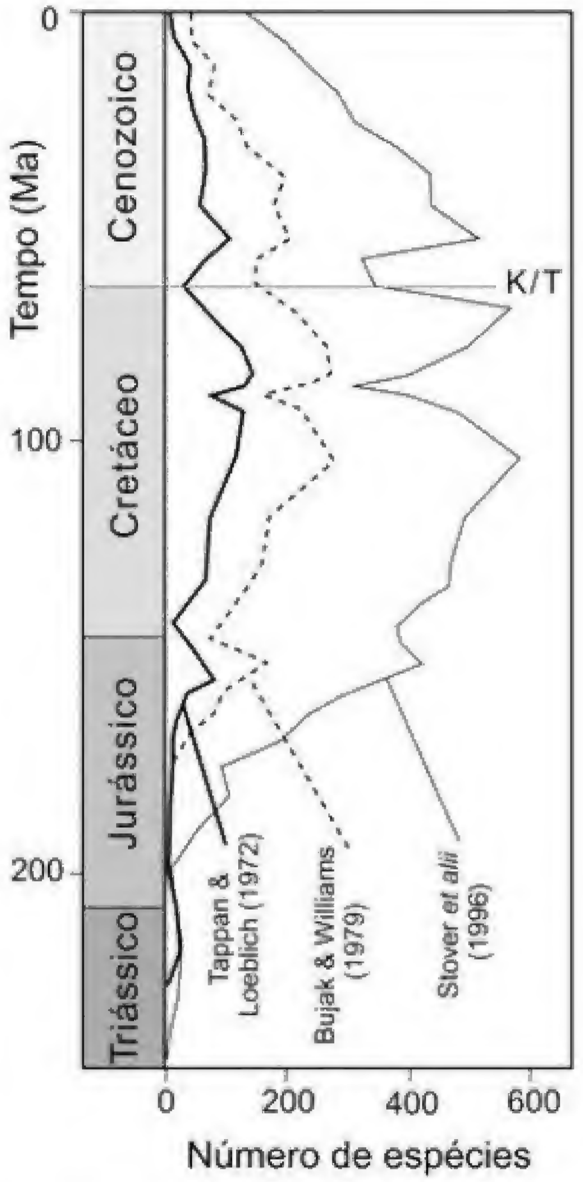


Figura 7.14 Variação do número de espécies de dinoflagelados ao longo do tempo geológico (MacRae, 2002b). Observar nítida tendência de declínio no Cenozoico.

Já no Quaternário, e sobretudo no Recente, o estudo de dinocistos tem importância capital na investigação dos ecossistemas marinhos. Entre as linhas de pesquisa mais importantes da atualidade, podemos citar: (1) o controle da presença de dinocistos na água de lastro dos navios; e (2) o monitoramento de dinocistos presentes em sedimentos de fundo nas áreas com propensão à ocorrência de maré vermelha. A primeira vem ganhando importância, pois, hoje, é sabido que as águas transportadas em cascos de navios promovem a introdução acidental de espécies alienígenas, causando efeitos imprevisíveis, muitas vezes catastróficos, no ecossistema; e a segunda, porque a maré vermelha causa prejuízos incalculáveis à pesca e à aquicultura, e o monitoramento pode auxiliar na execução de medidas preventivas.

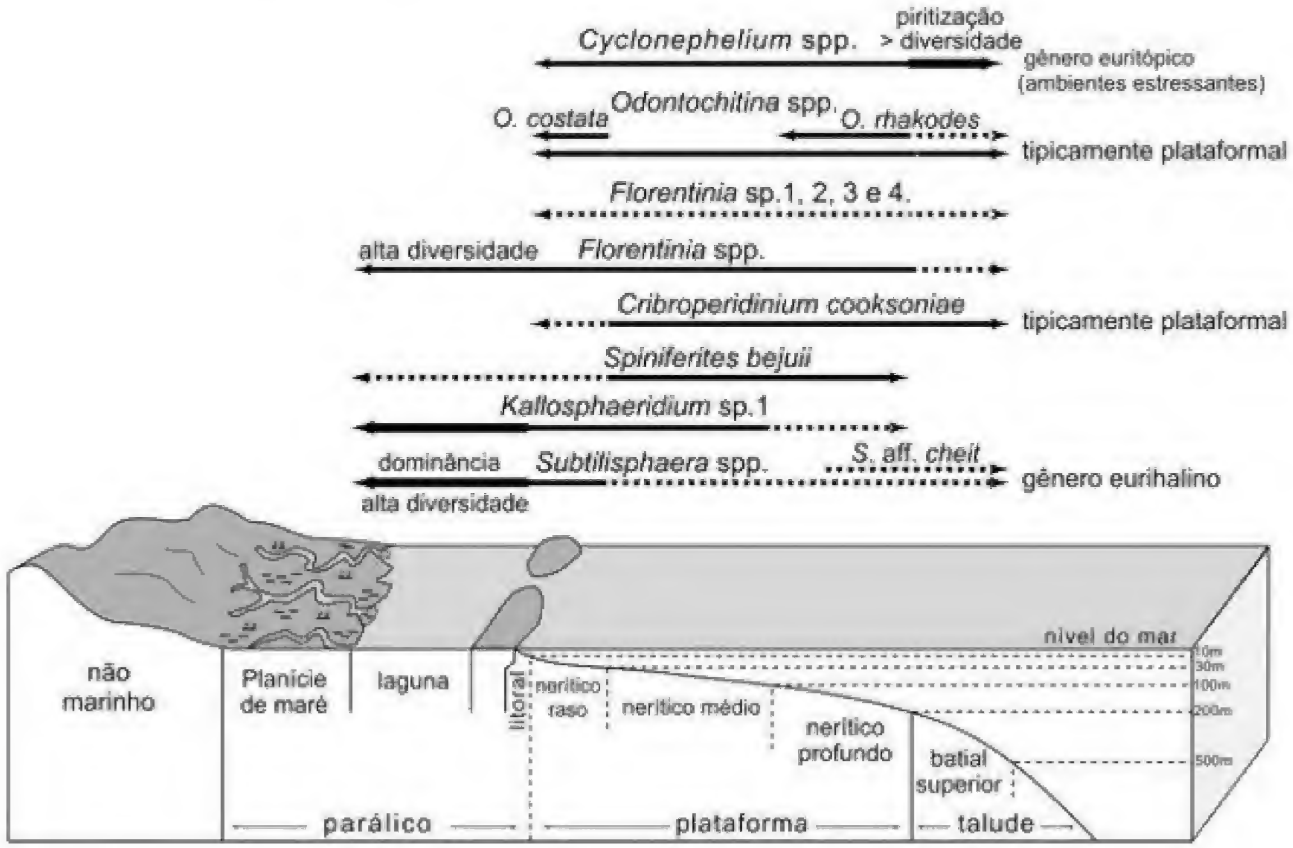

piritização
Cyclonephelium spp.
> diversidade
gênero euritópico
(ambientes estressantes)
O. costata
Odontochitina spp.
O. rhakodes
tipicamente plataformal
Florentinia sp.1, 2, 3 e 4.
alta diversidade
Florentinia spp.
Cribroperidinium cooksoniae
tipicamente plataformal
Spiniferites bejuii
Kallosphaeridium sp.1
dominância
Subtilisphaera spp.
S. aff. cheit
gênero eurihalino
alta diversidade
nível do mar
10m
30m
100m
200m
500m
não marinho
Planície de maré
laguna
litoral
nerítico raso
nerítico médio
nerítico profundo
batial superior
parálico
plataforma
talude

Figura 7.15 Distribuição dos dinocistos do Cenomaniano superior da Bacia Potiguar ao longo de um perfil deposicional proximal – distal (modificado de Lana, 1998).

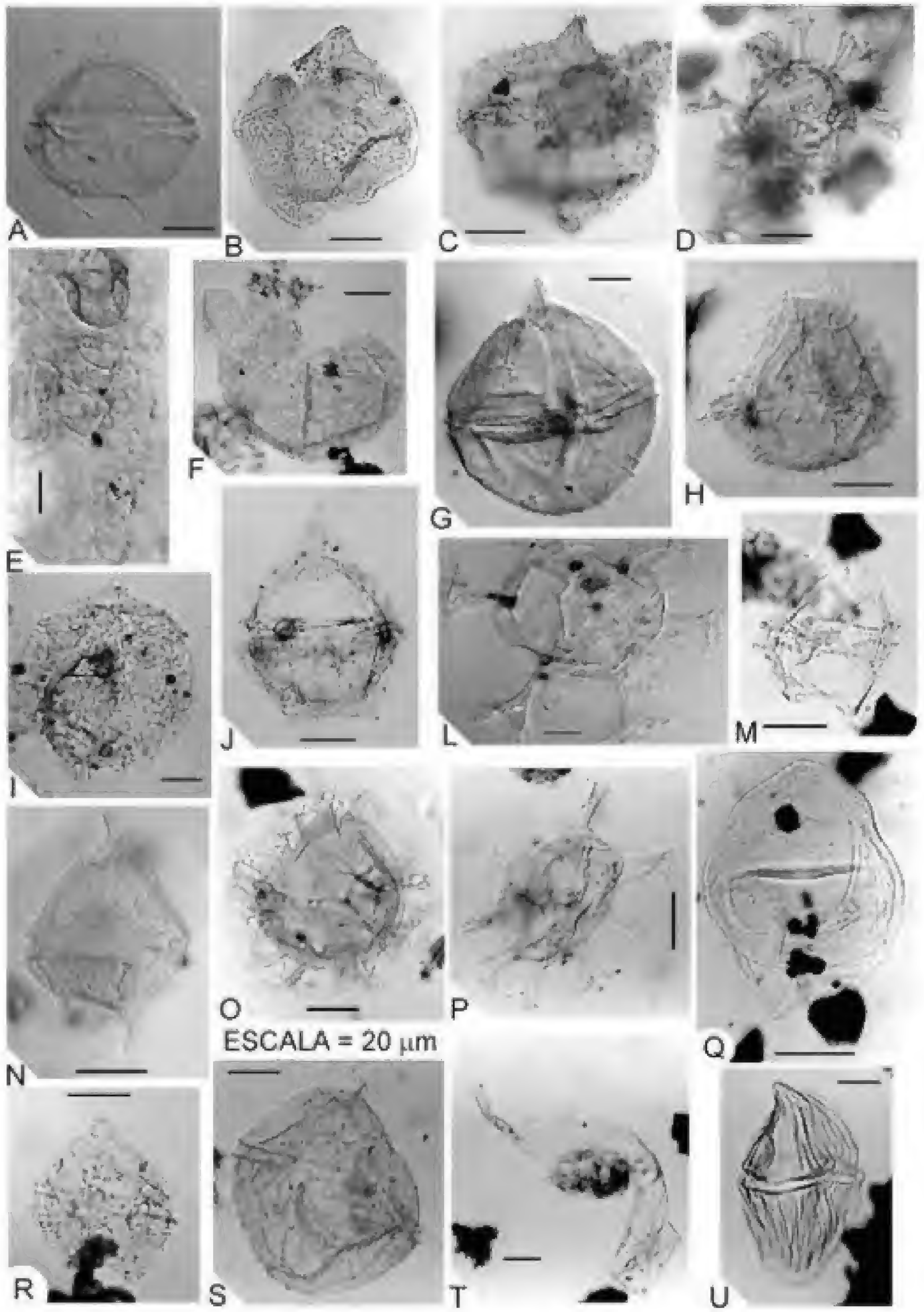

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
L
M
N
O
P
Q
ESCALA = 20 μm
R
S
T
U

Figura 7.16 Dinocistos do Cretáceo marinho das bacias do Ceará e Potiguar (Lana & Roesner, 2002), sendo muitos deles ecoespécies-guia utilizadas por Lana (1997, 1998): (A) *Subtilisphaera senegalensis*. (B,C) *Pseudoceratium anaphrissum*. (D) *Oligosphaeridium albertense*. (E) *Muderongia* cf. *pariata*. (F) *Kallosphaeridium* sp. 1. (G) *Cribroperidinium cooksoniae*. (H) *Spiniferites bejuii*. (I) *Cyclonephelium vannophorum*. (J) *Subtilisphaera* aff. *cheit*. (L) *Oligosphaeridium pulcherrimum*. (M) *Spinidinium* sp. (N) *Subtilisphaera cheit*. (O) *Nematosphaeropsis "grandis"*. (P) *Kleithriasphaeridium* aff. *loffrense*. (Q) *Isabelidinium* cf. *cooksoniae*. (R) *Spinidinium echinoideum*. (S) *Cribroperidinium* cf. *wetzelii*. (T) *Yolkinigymnium lanceolatum*. (U) *Dinogymnium acuminatum*. Fotomicrografias obtidas em microscópio óptico.

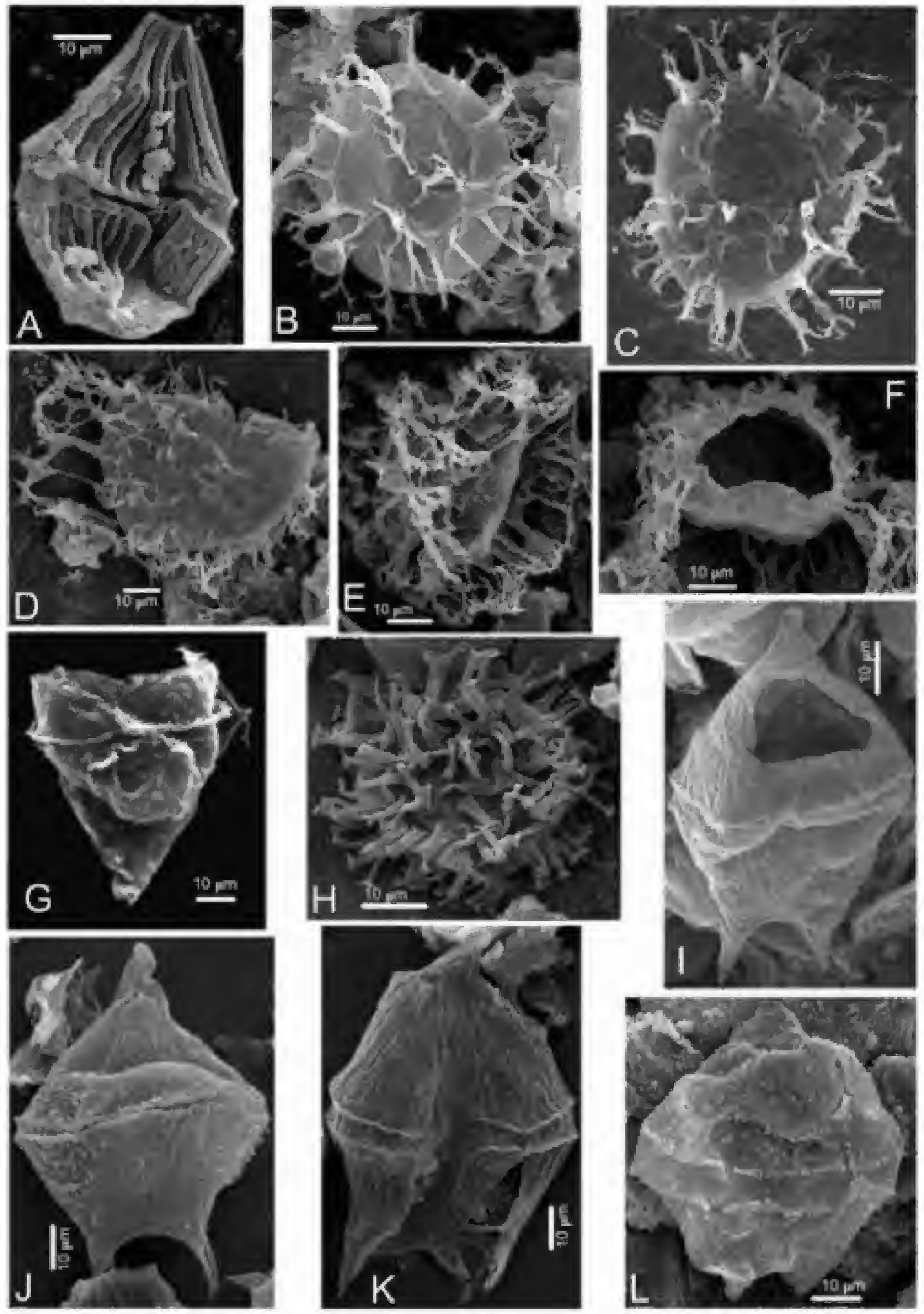


Figura 7.17 Fotomicrografias de dinocistos obtidas em microscópio eletrônico de varredura por Rogério da Silva Martins da Costa: (A) *Dinogymnium* sp., vista ventral (Campaniano, Bacia de Santos). (B) *Spiniferites* sp. (Maastrichtiano, Bacia de Campos). (C) *Achomosphaera* sp. (Maastrichtiano, Bacia de Campos). (D) *Areoligera* aff. *volata* (Maastrichtiano, Bacia de Campos). (E) *Glaphyrocysta espiritosantensis*, vista lateral (Maastrichtiano, Bacia de Campos). (F) *Glaphyrocysta espiritosantensis*, vista apical (Maastrichtiano, Bacia de Campos). (G) *Xenascus* sp. (Turoniano, Bacia de Sergipe). (H) *Polysphaeridium zoharyi* (Mioceno, Grupo Barreiras da Bahia). (I) *Cerodinium* sp., vista dorsal com arqueopilo formado (Campaniano, Bacia de Santos). (J) *Cerodinium* sp., vista dorsal com opérculo *in situ* (Campaniano, Bacia de Santos). (K) *Cerodinium* sp., vista ventral exibindo parassulco (Campaniano, Bacia de Santos). (L) *Spinidinium* sp., vista dorsal com opérculo *in situ* (Campaniano, Bacia de Santos).

Referências

ANTONIOLI, L. 2001. *Estudo Palinocronoestratigráfico da Formação Codó – Cretáceo Inferior do Nordeste Basileiro.* Rio de Janeiro-RJ. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 265 p.

ANTONIOLI, L. & ARAI, M. 2002. O registro da Ecozona *Subtilisphaera* na Formação Codó (Cretáceo Inferior da Bacia do Parnaíba, Nordeste do Brasil): seu significado paleogeográfico. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, São Pedro-SP, 2002. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 25-30.

ARAI, M. 1992. Dinoflagellates from the middle Cretaceous in the offshore Campos Basin, southeastern Brazil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE AS BACIAS CRETÁCICAS BRASILEIRAS, 2, Rio Claro-SP, 1992. *Resumos Expandidos*, p. 27-29.

ARAI, M. 1994. Dinoflagelados do Cretáceo Superior (Turoniano – Maastrichtiano) da Bacia de Campos, plataforma continental do Sudeste Brasileiro. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 3, Rio Claro-SP, 1994. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 59-61.

ARAI, M. 1997. Dinoflagelados (Dinophyceae) miocênicos do Grupo Barreiras do Nordeste do Estado do Pará (Brasil). *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, Ano II (*Número Especial*), p. 98-106.

ARAI, M. & BOTELHO NETO, J. 1996. Biostratigraphy of the marine Cretaceous from Brazilian southern and southeastern marginal basins, based on fossil dinoflagellates. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 39. Salvador, 1996. *Anais*. Salvador, SBG. 7, p. 408-410.

ARAI, M. & COIMBRA, J. C. 1990. Análise paleoecológica do registro das primeiras ingressões marinhas na Formação Santana (Cretáceo Inferior da Chapada do Araripe). *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, Crato, 1990. *Atas*, p. 225-239.

ARAI, M.; LANA, C. C. & PEDRÃO, E. 1994. Ecozona *Subtilisphaera* spp.: Registro eocretáceo de um importante episódio ecológico do Oceano Atlântico primitivo. *Acta Geológica Leopoldensia*, v. XVII, *39*(2): 521-538.

ARAI, M.; BOTELHO NETO, J.; LANA, C. C. & PEDRÃO, E. 2000. Cretaceous dinoflagellate provincialism in Brazilian marginal basins. *Cretaceous Research*, *21*: 351-366.

ARAI, M.; MASURE, E. & LEMOS, V. B. 2006. Occurrence of a high-diversity Aptian microphytoplanktonic assemblage in Pelotas Basin (Southern Brazil): its implication for the Early Cretaceous history of the South Atlantic. *In*: SIMPÓSIO DO CRETÁCEO DO BRASIL, 7., 2006. Serra Negra, Boletim... Rio Claro: UNESP, p. 12. ISSN 1516-8239.

BALCH, W. M.; REID, P. C. & SURREY-GENT, S. C. 1983. Spatial and temporal variability of dinoflagellate abundance in a tidal estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Supplement, *40*(1): 244-261.

BUJAK, J. P. & WILLIAMS, G. L. 1979 Dinoflagellate diversity through time. *Marine Micropaleontology*, *4*: 1-12.

CARVALHO, M. A. 2001. *Paleoenvironmental reconstruction based on palynological and palynofacies analyses of the Aptian – Albian succession in the Sergipe Basin, northeastern Brazil.* Heidelberg, Universidade de Heidelberg, (Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlich-Mathematischen Gesamtfakultät der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg), 150 p., 6 est., 4 apêndices.

COURTINAT, B. & SCHAAF, A. 1990. Les kystes des dinoflagellés enregistrent les variations d'oxygénation dans la zone photique. Les cas du Cénomanien-Turonien du bassin vocotien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, *311*(6): 699-704.

DALE, B. 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation factors affecting dinoflagellate assemblages in Recent sediments from Trondhelmsfjord, Norway. *Review of Paleobotany Palynology*, *22*(1): 39-60.

DALE, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: 'benthic plankton'. *In*: FRYXELL, G. A. (ed.). *Survival Strategies of the Algae*. Cambridge University Press, p. 69-136.

DAVEY, R. J. 1970. Non-calcareous microplankton from the Cenomanian of England, northern France and North America, Part II. *Bulletin of British Museum (Natural History), Geology*. London, *18*: 333-397.

DAVEY, R. J. & ROGERS, J. 1975. Palynomorph distribution in Recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. *Marine Geology*, *18*: 213-225.

DIAS-BRITO, D. 1995. *Calcisferas e microfácies em rochas carbonáticas pelágicas meso-cretáceas*. Porto Alegre, Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul), 688 p.

DOWNIE, C.; HUSSAIN, M. A. & WILLIAMS, G. L. 1971. Dinoflagellate cysts and acritarch associations in the Paleogene of southeast England. *Geoscience and Man*, *3*: 29-35.

EVITT, W. R. 1985. *Sporopollenin Dinoflagellate Cysts: Their Morphology and Interpretation*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Austin, 333 p.

FENSOME, R. A.; TAYLOR, F. R. J.; NORRIS, G.; SARJEANT, W. A. S.; WHARTON, D. I. & WILLIAMS, G. L. 1993. *A classification of living and fossil dinoflagellates*. New York, American Museum of Natural History, *Micropaleontology Special Publication Number 7*, 351 p.

HARLAND, R. 1973. Dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bearpaw Formation (Upper Campanian) of Southern Alberta, Canada. *Paleontology*, *16*: 665-706.

HARLAND, R. 1983. Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent areas. *Paleontology*, *26*(3): 321-387.

HELBY, R.; MORGAN, R. & PARTRIDGE, A. D. 1987. A palynological zonation of the Australian Mesozoic. *In*: JELL, P. A (ed.). *Studies in Australian Mesozoic Palynology*. Sidney: Association of Australasian Palaeontologists, p. 1-94.

HELENES, J. 2001. Dinoflagelados fósiles y su utilización estratigráfica. Rio de Janeiro, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Faculdade de Geologia, Departamento de Estratigrafia e Paleontologia. 77 p. (Apontamentos do curso ministrado em março de 2001).

JAFAR, S. A. 1979. Taxonomy, stratigraphy and affinities of calcareous nannoplankton genus *Thoracosphaera* Kamptner. *In*: INTERNATIONAL PALYNOLOGY CONFERENCE, 4. *Proceedings*. Lucknow, v. 2, p. 1-21, est. 1-6.

JAIN, K. P. & MILLEPIED, P. 1975. Cretaceous microplankton from Senegal Basin, W. Africa Pt. II. Systematics and Biostratigraphy. *Geophytology*, *5*(2): 126-171.

JOLY, A. B. 1977. *Botânica – Chaves de identificação das famílias de plantas vasculares que ocorrem no Brasil, baseadas em chaves de Franz Thonner*. São Paulo, Companhia Editora Nacional, terceira edição, 159 p.

KOFOID, C. A. 1909. On *Peridinium steini* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Archiv für Protistenkunde*, *16*: 25-47.

KÖTHE, A. 1990. Paleogene dinoflagellates from Nortwest Germany: biostratigraphy and paleoenvironments. *Geologische Jahrbuch Reihe A*, *A118*: 1-111.

LANA, C. C. 1997. *Palinologia e Estratigrafia Integrada da seção Cenomaniano médio – Turoniano inferior da porção centro-leste da Bacia Potiguar, NE do Brasil*. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado. v. 1: 197 p., v. 2, 144 p.

LANA, C. C. 1998. The palaeoenvironmental distribution of the upper Cenomanian – lower Turonian dinocyst assemblages of Potiguar basin, Northeastern Brazil. *In*: INTERNATIONAL CONFERENCE ON MODERN AND FOSSIL DINOFLAGELLATES, 6, DINO 6, Trondheim, junho de 1998, *Abstracts*, *Norges teknisk-naturvitenskapelige universitet Vitenskapsmuseet*, *Rapport botanisk serie* 1998-1: 90.

LANA, C. C. & BOTELHO NETO, J. 1989. Evidências de provincialismo entre os dinoflagelados peridinioides do Cretáceo Superior – Paleoceno das bacias de Santos e Potiguar, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba, 1989. *Anais*. Curitiba, Sociedade Brasileira de Paleontologia, v. 1, p. 353-371.

LANA, C. C. & PEDRÃO, E. 2000a. *Subtilisphaera almadaensis*, uma nova espécie de dinoflagelado da Bacia de Almada, Brasil. *Revista Universidade de Guarulhos*, *Geociências V* (Número Especial), p. 86-88.

LANA, C. C. & PEDRÃO, E. 2000b. Um episódio de incursão marinha no Eoaptiano (Eoalagoas) da Bacia de Almada, BA, Brasil. *Revista Universidade de Guarulhos*, *Geociências V* (Número Especial), p. 89-92.

LANA, C. C. & ROESNER, E. H. 2002. Biocronoestratigrafia de dinoflagelados da seção cretácea marinha das bacias do Ceará e Potiguar, Margem Equatorial Brasileira. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, São Pedro-SP, 2002. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 239-245.

LANA, C. C.; ARAI, M. & ROESNER, E. H. 2002. Dinoflagelados fósseis da seção cretácea marinha das bacias marginais brasileiras: um estudo comparativo entre as margens equatorial e sudeste. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, São Pedro-SP, 2002. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 247-252.

LE HÉRISSÉ, A.; MASURE, E.; AL RUWAILI, M. & MASSA, D. 2000. Revision of *Arpylorus antiquus* from the Silurian: the end of a myth. *In*: WANG, W.; OUYANG, S.; SUN, X. & YU, G. (eds.). INTERNATIONAL PALYNOLOGICAL CONGRESS, 10, *Abstracts*. Nanjing (China), p. 88.

LECKIE, D. A.; SINGH, C.; GOODARZI, F. & WALL, J. H. 1990. Organic-rich, radiactive marine shale: a case study of a shallow-water condensed section, Cretaceous Shaftesbuty Formation, Alberta, Canadá. *Journal of Sedimentary Petrology*, *60*(1): 101-117.

LENTIN, J. K. & WILLIAMS, G. L. 1980. Dinoflagellate provincialism with emphasis on Campanian Peridiniaceans. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, *Contribution Series*, *7*: 1-46.

MacRAE, A. 2002a. *Diversity of dinoflagellate species from Triassic to Quaternary. B: Grouped by family*. (http://tabla.geo.ucalgary.ca/~macrae/Dinoflag_spindles.gif). Página da Internet construída com a colaboração de R. A. Fensome e G. L. Williams.

MacRAE, A. 2002b. *Diversity of dinoflagellate species from Triassic to Quaternary. A: Total number of species per time interval*. (http://geo.ucalgary.ca/~macrae/diversity_sp93.gif).

MARRET, F. 1994. Distribution of dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east Equatorial Atlantic (Gulf of Guinea). *Review of Paleobotany Palynology*, *84*(1/2): 1-22.

MARSHALL, K. L. & BATTEN, D. J. 1988. Dinoflagellate cyst associations in Cenomanian-Turonian black shales sequences of northern Europe. *Review of Paleobotany Palynology*, *54*: 85-103.

MASURE, E. 1991. *Macroevolution des Dinophycea (Triple approche: biologique, paleontologique, moleculaire)*. Paris: Univ. Pierre-et-Marie-Curie (Paris VI). 205 p.

MONTEIL, E.; FEIST-BURKHARDT, S.; GORIN, G. & MICHOUX, D. 1993. *Utilization des kystes de dinoflagellés en géologie sedimentaire (Biostratigraphie, paléoenvironnement, stratigraphie séquentielle)*. Genève, Université de Genève. Cours de 3ème cycle Romand en Science de la Terre, 86 p.

MORZADEC-KERFOURN, M. T. 1983. Intérêt des kystes de dinoflagellés pour l'établissement de reconstitution paléogéographique: exemple du Golfe de Gabès (Tunisie). Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), *Cahiers de Micropaléontologie*, *4*: 15-22.

MÜLLER, J. 1959. Palynology of Recent Orinoco delta and shellf sediments: Reports of the Orinoco Shelf Expedition: volume 5. *Micropaleontology*, *5*(1): 1-32.

PEDRÃO, E. & LANA, C. C. 2000. Ecozona *Subtilisphaera* e seu registro nas bacias brasileiras. *Revista Universidade de Guarulhos*, *Geociências V* (Número Especial), p. 81-85.

POWELL, A. J. 1992. *A Stratigraphic Index of Dinoflagellate Cysts*. London, Chapman & Hall, 290 p.

POWELL, A. J.; DODGE, J. D. & LEWIS, J. 1990. Late Neogene to Pleistocene palynological facies of the Peruvian continental margin upwelling, Leg. 112. *In*: SUESS, E.; VON HUENE, R. *et alii* (eds.). College Station, *Proc. ODP Scientific Results*, v. 112, p. 297-321.

REGALI, M. S. P. 1971. *Palinologia dos sedimentos cenozoicos da foz do Rio Amazonas*. São Paulo, Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo. 96 p., 11 estampas, 8 anexos.

REGALI, M. S. P. 1980. Palinoestratigrafia da Bacia do Ceará. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 31, Camboriú-SC, 1980. *Anais*. Florianópolis, SBG. v. 5, p. 3.118-3.129.

REGALI, M. S. P. 1989. Primeiros registros da transgressão neo-aptiana na margem equatorial brasileira. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTO-LOGIA, 11, Curitiba, 1989. *Anais*. SBP. v. 1, p. 275-293.

REGALI, M. S. P.; UESUGUI, N. & SANTOS, A. S. 1974a. Palinologia dos sedimentos meso-cenozoicos do Brasil. I. *Boletim Técnico PETROBRAS*, *17*(3): 177-190.

REGALI, M. S. P.; UESUGUI, N. & SANTOS, A. S. 1974b. Palinologia dos sedimentos meso-cenozoicos do Brasil. II. *Boletim Técnico PETROBRAS*, *17*(4): 263-301.

SARJEANT, W. A. S.; LACALLI, T. & GAINES, G. 1987. The cysts and skeletal elements of dinoflagellates; speculations on the ecological causes for their morphology and development. *Microplaeontology*, *33*: 1-36.

SARKIS, M. F. R.; ARAI, M. & KOUTSOUKOS, E. A. M. 2002. Dinoflagelados do limite Cretáceo –

Terciário (K-T), Pedreira Poty, Bacia de Pernambuco-Paraíba, Nordeste do Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, São Pedro-SP, 2002. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 271-277.

SCULL, B. J.; FELIX, C. J.; McCALEB, S. B. & SHAW, W. G. 1966. The inter-discipline approach to paleoenvironmental interpretations. *Transactions of Gulf Coast Association of Geological Societies*, *16*: 81-117.

STOVER, L. E. & EVITT, W. R. 1978. *Analyses of Pre-Pleistocene organic-walled dinoflagellates*. Stanford, Stanford University Publications, 298 p.

STOVER, L. E.; BRINKHUIS, S. P.; DAMASSA, S. P.; DE VERTEUIL, L.; HELBY, R. J.; MONTEIL, E.; PARTRIDGE, A. D.; POWELL, A. J.; RIDING, J. B.; SMELROR, M. & WILLIAMS, G. L. 1996. Chapter 19. Mesozoic–Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. *In*: JANSONIUS, J. & McGREGOR, D. C. (eds.). *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, v. 2, p. 641-750.

TAPPAN, H. & LOEBLICH, A. R., JR. 1972. Geobiologic implications of fossil phytoplankton evolution and time-space distribution. *In*: KOSANKE, R. M. & CROSS, A. T. (eds.). *Symposium on palynology of the Late Cretaceous and Early Tertiary*. Geological Society of America, *Special Paper*, *127*: 247-340.

TURON, J. L. 1984. Le palynoplancton dans l'environment actuel de l'Atlantique nord-oriental. Evolution climatique et hydrologique depuis le dernier maximum glaciaire. Doctorat des Sciences thesis, Université Bordeaux I, *Mémoire de l'Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine*, *v. 17*, 313 p.

TYSON, R. V. 1989. Late Jurassic palynofacies trends, Piper and Kimmeridge Clay Formations, UK onshore and offshore. *In*: BATTEN, D. J. & KEEN, M. C. (eds.). *Northwest European Micropaleontology and Palynology*. Chichester: British Micropaleontological Society Series, p. 135-172.

TYSON, R. V. 1995. *Sedimentary Organic Matter. Organic Facies and Palynofacies*. London: Chapman & Hall, 615 p.

WALL, D. 1970. Quaternary dinoflagellate micropaleontology, 1959 to 1969. *Atti Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti, Classe di Scienze Matematiche e Naturali*, *70*, *Proceedings G*: 844-866.

WALL, D.; DALE, B.; LOHMANN, G. P. & SMITH, W. K. 1977. The environment and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, *2*: 121-200.

WILLIAMS, G. L. & BUJAK, J. P. 1985. Mesozoic and Cenozoic dinoflagellates. *In*: BOLLI, H. M; SAUNDERS, J. B. & PERCH-NIELSEN, K. (eds.). *Plankton Stratigraphy*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 847-1.032.

WILLIAMS, G. L.; LENTIN, J. K. & FENSOME, R. A. 1998. The Lentin & Williams Index of fossil dinoflagellates – 1998 edition. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, *Contributions Series*, *34*: 1-817.

WILPSHAAR, M. & LEEREVELD, H. 1994. Palaeoenvironmental change in the Early Cretaceous Vocontian Basin (SE France) reflected by dinoflagellate cysts. *Review of Paleobotany Palynology*, *84*(1/2): 121-128.

8

CARÓFITAS

Simone Baecker Fauth
Mauro Daniel Rodrigues Bruno
Fernando Marcanth Lopes
Rafael Souza de Faria

As carófitas são consideradas o grupo-irmão das plantas terrestres (Karol *et alii*, 2001) e juntas pertencem a um grupo monofilético, Streptophyta, que representa uma das principais linhagens de eucariotas multicelulares (Qiu, 2008).

O talo, em geral ereto é constituído por uma sucessão regular de nós e entrenós curtos, com verticilos de ramos pequenos e entrenós longos, ancorados no sedimento por rizoides (figura 8.1A). Reproduzem-se sexualmente por gametas produzidos por órgãos reprodutivos masculinos (anterídios) (figura 8.1E) e femininos (oogônios) (figura 8.1B). Depois de fecundadas muitas carófitas secretam carbonato de cálcio ao redor dos oósporos formados, que então passam a ser chamados de girogonites. Os talos também podem ser calcificados, embora de maneira diferente dos oósporos, sendo incrustados externamente. Assim, tanto girogonites quanto fragmentos de talos calcificados em vida podem ser encontrados preservados em rochas e sedimentos.

São organismos aquáticos que crescem completamente submersos em ambientes subaquáticos continentais como lagos, rios, estuários, pântanos, entre outros. Sua presença nos corpos d'água pode indicar que o ambiente está em equilíbrio, pois sua população declina em águas poluídas, turvas ou eutróficas.

Seu registro fóssil mais antigo data do Siluriano. Atualmente existem somente 6 gêneros: *Chara*, *Nitella*, *Lamprothamnium*, *Tolypella*, *Lychnothamnus* e *Nitellopsis*. As carófitas são consideradas um grupo relictual, eram muito mais diversificadas no passado do que são hoje. Os zoneamentos bioestratigráficos baseados em carófitas constituem um instrumento confiável para datação e correlação em áreas continentais.

Morfologia

Quando germinam os oósporos produzem um filamento curto chamado **protonema**, que dá origem ao indivíduo adulto. O tamanho varia de alguns centímetros até um metro.

As carófitas são ancoradas no sedimento por meio de **rizoides**, filamentos delgados, sem coloração, irregularmente organizados em nós e entrenós que as fixam ao substrato e absorvem nutrientes. **Bulbilhos** são pequenos bulbos laterais multicelulares com forma de tubérculos, que crescem isolados ou agregados sobre os rizoides e tem função de propagação vegetativa.

O **talo** é formado por filamentos unisseriados, ramificados, que como dito anteriormente se organizam regularmente em nós e entrenós. Os **nós** possuem células pequenas que dão origem a verticilos de **râmulos** com crescimento determinado e de **ramos** com crescimento indeterminado que vão compor o eixo principal da planta. Os **entrenós** são alongados e multinucleados com comprimento geralmente de 1 a 4 cm podendo atingir 15 cm nas espécies maiores. O talo tem um canal central que em muitas espécies é rodeado por células corticais, paralelas ao eixo principal ou enroladas ao redor dele (figura 8.1).

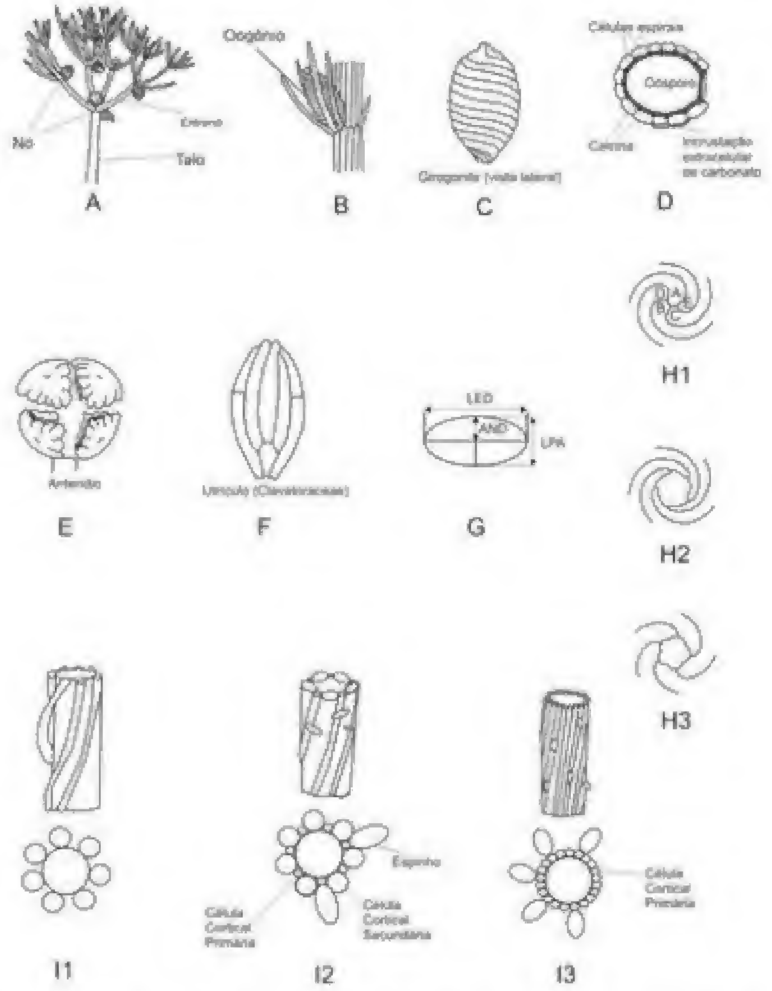


Figura 8.1 (A) Talo esquemático de uma carófita. (B) Nó fértil com oogônio. (C) Girogonite (oogônio calcificado). (D) Corte do oogônio com as células espirais envolvendo o oósporo (A deposição da calcita inicia ao longo da parede adaxial das células espirais dentro da camada da parede celular chamada calcina). (E) Anterídio aberto mostrando 4 células em forma de placas. (F) Estrutura de um utrículo (*Globator*). (G) Modo de definir a forma dos girogonites (segundo Horn af Rantzien, 1956). (H1)Vista apical dos girogonites mostrando a linha de união das células espirais. (H2) Poro de deiscência de uma Characeae em forma de roda denteada. (H3) Poro de deiscência de uma Raskyellaceae em forma de roseta. (I) Tipos de córtex: I1 haplóstico; I2 diplóstico; I3 triplóstico (adaptado de Guerlesquin & Feist, 2005).

Nas espécies corticadas, o **córtex** consiste de uma camada externa de 6 a 14 células finas que circundam a célula do entrenó. O córtex pode ser **haplóstico** (figura 8.1I1), quando as células corticais primárias estão arranjadas de modo que correspondam um a um aos ramos. Quando as células corticais são subdivididas, o córtex é **diplóstico** (figura 8.1I2) se as células corticais primárias alternam-se com uma série de células corticais secundárias. Células espinhos que ocorrem somente nos tubos primários, são úteis para diferenciá-los das células secundárias. O córtex **triplóstico** (figura 8.1I3) é caracterizado por duas séries de células corticais secundárias intercaladas entre as células corticais primárias.

As **brácteas** originam-se das células nodais dos râmulos. São elementos mais ou menos alongados que ocorrem ao redor do gametângio, mas são rudimentares ou ausentes em nós estéreis. As **bractéolas** são células simples, pares, que se originam na base do nó abaixo do gametângio e crescem uma em cada lado do oogônio e do anterídio.

O **anterídio** é geralmente composto de oito células em forma de placas, que estão unidas formando uma esfera. Os anterídios não são calcificados, mas compressões ou impressões de alguns deles já foram registradas, como, por exemplo, um anterídio encontrado em rochas do Permiano da Bacia do Paraná (Faria & Ricardi-Branco, 2009). Os **oogônios**, em geral, originam-se de uma célula do nó e algumas vezes da base dos râmulos. A célula do nó divide-se em três: a célula superior aumenta de tamanho para formar a oosfera e suas células-irmãs. A célula central, nas espécies viventes e na maioria das espécies-fósseis, divide-se em cinco células que se tornam alongadas e que envolvem a oosfera de forma espiralada. As **células espiraladas** podem subdividir-se apicalmente para produzir uma pequena coroa, **a corônula**. Nas Characeae, o oosporângio consiste de cinco células espiraladas que envolvem a oosfera (ou, após a fertilização, o oósporo) sinistralmente, ou seja, no sentido horário. As células espiraladas estão unidas no ápice ao longo de uma linha (figura 8.1H1), e a base do oosporângio é fechada por uma ou três células-irmãs da oosfera, que formam a **placa basal**.

Calcificação

A biomineralização dos oogônios e talos ocorre em certos grupos de carófitas. Algumas espécies calcificam regularmente, várias raramente e algumas nunca (Anadón *et alii*, 2002).

A deposição de carbonato de cálcio é externa e geralmente não resistente para os talos. O processo de incrustação do talo ocorre independentemente do ciclo biológico da planta, sendo apenas necessária a temperatura ideal para a precipitação do carbonato de cálcio. A calcita pode ser adicionada em faixas alongadas ao redor das células dos entrenós. Essa camada externa calcificada fortalece o talo e favorece a sua preservação, aparecendo geralmente como fragmentos desarticulados (Guerlesquin & Feist, 2005).

A calcificação dos oogônios ocorre em uma das camadas das células espiraladas que envolvem a oosfera. Após a fertilização, as paredes que envolvem o oosporângio se espessam e sofrem mudanças bioquímicas para formar um envelope hermético e resistente ao redor do oósporo recém-formado. Essa parede complexa é composta de três camadas: a) esporina, em contato com o oósporo, orgânica, transparente; b) esporostina, uma camada pigmentada composta principalmente de esporopolenina e celulose e colorida por um componente semelhante a melanina; c) calcina, é a principal constituinte dos oosporângios calcificados. Nessa camada é depositado o componente mineral, geralmente calcita. O carbonato de cálcio também pode ser depositado extracelularmente sobre as células espiraladas (Guerlesquin & Feist, 2005).

Após a decomposição das células vivas, somente permanecem as paredes calcificadas, e em algumas vezes a esporostina interna e a placa basal intactas. O carbonato de cálcio é depositado nas células espiraladas que envolvem o oósporo e na placa basal, que representa a célula-irmã da oosfera (figura 1D). **Girogonites** são todas essas partes resistentes que envolvem o oósporo e que podem ser preservados no registro fóssil (figura 8.1C). O termo girogonite foi usado pela primeira vez por Lamarck (1801) *apud* Guerlesquin & Feist (2005) para o que ele classificou como conchas fósseis de natureza indeterminada. Leman (1812 *apud* Guerlesquin & Feist, 2005) reconheceu mais tarde que não eram conchas, e sim, carófitas.

Para definir a forma geral dos girogonites, Horn af Rantzien (1956) propôs um conjunto de termos descritivos baseado no índice de isopolaridade, o cálculo da relação entre o comprimento do eixo polar (LPA = *length of polar axis*) e o diâmetro equatorial máximo (LED = *largest equatorial diameter*). O índice de isopolaridade (ISI) representa o valor de LPA/LED x 100 (figura 1G). O tamanho dos girogonites varia de 200 μm a 2 mm de diâmetro máximo.

Reprodução

As carófitas são oogâmicas e podem ser monoicas ou dioicas e isso varia de espécie para espécie. Nas espécies monoicas, os gametângios masculinos e femininos podem estar presentes no mesmo nó ou em diferentes nós. A oosfera que fica presa a planta-mãe é fertilizada por um pequeno espermatozoide biflagelado. O zigoto preenchido de substâncias de reserva e rodeado por paredes resistentes cai no solo, onde permanece dormente até a germinação.

A reprodução vegetativa das carófitas ocorre a partir de bulbilhos e nós auxiliares que permitem uma rápida e vasta dispersão de propágulos vegetativos.

Classificação

A classificação que segue foi proposta por Feist & Grambast-Fessard (2005) e pretende caracterizar resumidamente as unidades taxonômicas através de uma breve descrição das principais características.

Reino Plantae
Sub-reino Viridaeplantae
Divisão Charophyta
Classe Charophyceae
Ordem Moellerinalles

Girogonites com 5 a 12 células espiraladas dextrogiras, sem cristas transversais. Inclui duas famílias distinguidas pelo diferente número de células espiraladas nos girogonites.

A. Família Moellerinaceae

Girogonites com 7 a 12 células espiraladas dextrogiras, com cristas transversais; ângulo equatorial das células espiraladas maior que 20°. Inclui os gêneros: *Moellerina*; *Gemmichara* e *Primochara*.

B. Família Pseudomoellerinaceae

Girogonites com 5 a 7 células espiraladas dextrogiras, ângulo equatorial das células espiraladas menor que 20°. Família monotípica, inclui apenas o gênero *Pseudomoellerina*.

Ordem Sycidiales

Girogonites conhecidos pelos utrículos, compostos de células verticais ou espirais dextrogiras, que podem estar simetricamente dispostas em ramificações. Compreendem quatro famílias.

C. Família Sycidiaceae

Utrículo feito de numerosas células longas que podem ser verticais ou espiraladas dextrogiras e são divididas ou não por numerosas cristas horizontais criando cavidades poligonais. Inclui o gênero *Sycidium*.

D. Família Trochiliscaceae

Utrículos com numerosas células espiraladas dextrogiras (em geral 18) que podem ser simples ou divididas por numerosas cristas transversais; poro apical geralmente aberto. Inclui os gêneros *Trochiliscus* e *Karpinskya*

E. Família Chovanellaceae

Utrículos com 3 a 14 unidades verticais que podem ser simples ou divididas por cristas transversais na extremidade apical. Inclui os gêneros: *Chovanella*; *Ampullichara* e *Xinjiangochara*.

F. Família Pinnoputamenaceae

Utrículos com unidades verticais arranjadas em uma sequência de ramificações simétricas. Inclui o gênero *Pinnoputamen*.

Ordem Charales

Girogonites compostos de células espiraladas sinistrogiras. Inclui 6 famílias.

Subordem Palaeocharineae

Girogonites com mais de 5 células espiraladas sinistrogiras.

G. Família Eocharaceae

Girogonites com 8 a 13 células espiraladas sinistrogiras. Poro apical presente. Ápice plano. Inclui o gênero *Eochara*.

H. Família Palaeocharaceae

Girogonites com 6 a 7 células espiraladas sinistrogiras. Poro apical presente. Ápice saliente. Inclui o gênero: *Palaeochara*.

Subordem Charineae

Girogonites com 5 células espiraladas sinistrogiras.

I. Família Porocharaceae

Girogonite com 5 células espiraladas sinistrogiras não fechado em utrículo. As terminações das células espiraladas delimitam um poro apical geralmente aberto. Placa basal inteira ou dividida em 2 ou 3 peças.

Subfamília Porocharoideae

Ápice truncado e poro apical afundado. Inclui os gêneros: *Porochara*; *Feistiella*; *Stomochara* e *Vladimiriella*.

Subfamília Clavatoritoideae

Ápice pontiagudo, mas que não forma um pescoço. Abertura apical pequena. Inclui os gêneros: *Clavatorites* e *Stenochara*.

Subfamília Stellatocharoideae

Ápice pontiagudo formando um pescoço que pode ser cônico ou truncado na extremidade apical. Poro apical arredondado, pentagonal ou em forma de estrela, variável em diâmetro. Placa basal dividida em várias peças ou desconhecida. Inclui os gêneros: *Stellatochara*; *Auerbachichara*; *Latochara* e *Leonardosia*.

J. Família Clavatoraceae

Girogonite com 5 células espiraladas sinistrogiras, protegido dentro de um utrículo (figura 8.1F). Poro apical no final de um pescoço ou colar.

Subfamília Clavatoroideae

Utrículo bilateralmente simétrico e composto por uma camada nodular interna e uma camada estrutural externa formada por unidades alongadas. Camada externa pode não estar desenvolvida em alguns gêneros. Alguns gêneros especializados podem desenvolver simetria trirradiada ou em quatro raios. Inclui os gêneros: *Clavator*; *Ascidiella*; *Clypeator*; *Dictyoclavator*; *Embergerella*; *Flabellochara*; *Hemiclavator*; *Heptorella*; *Lucernella*; *Nodosoclavator*; *Pseudoglobator* e *Triclypella*.

Subfamília Atopocharoideae

Utrículo com uma simetria trirradiada bem desenvolvida, composto de 2 grupos superpostos de unidades ramificadas. O grupo interno é composto de 3 a 6 unidades, enquanto o grupo externo é mais variável ou até mesmo completamente reduzido. Inclui os gêneros: *Atopochara* ; *Dictochara*; *Echinochara*; *Globator* e *Perimneste*.

K. Família Raskyellaceae

Girogonite com 5 células espiraladas sinistrogiras, não fechado em um utrículo. Nas terminações das células espiraladas existem 5 células apicais, unidas no centro do ápice e que formam um opérculo decíduo. A perda do opérculo cria uma abertura no ápice em forma de roseta (figura 8.1H3). Células espiraladas lisas ou com tubérculos. Inclui os gêneros: *Raskyella*; *Rantzieniella* e *Saportanella*.

L. Família Characeae

Girogonite com 5 células espiraladas sinistrogiras, não fechado em um utrículo. Células espiraladas unidas no ápice ao longo de uma linha fragmentada. Poro de deiscência largo, em forma de uma roda denteada (figura 8.1H2). Células espiraladas lisas ou variavelmente ornamentadas.

Subfamília Charoideae

Placa basal inteira, exceto em *Aclistochara*. Em espécies viventes há 5 células não calcificadas grandes que formam a corônula em um nível. Talo com ou sem córtex. Inclui 40 gêneros, dos quais serão citados aqueles que têm registro fóssil na América do Sul: *Chara*; *Amblyochara*; *Harrisichara*; *Lamprothamnium*; *Maedleriella*; *Mesochara*; *Microchara*; *Nitellopsis*; *Nodosochara*; *Nothochara*; *Peckichara*; *Peckisphaera*; *Platychara* e *Pseudoharrisichara*.

Subfamília Nitelloideae

Placa basal dividida em 2 ou 3 peças, exceto em *Sphaerochara*. Ápice proeminente, arredondado ou pontiagudo e sem depressão periapical. Em espécies viventes há 10 células não calcificadas pequenas que formam a corônula em dois níveis. Talo sem córtex e não calcificado. Inclui os gêneros: *Nitella*; *Sphaerochara* e *Tolypella*.

Ecologia e Paleoecologia

Carófitas vivem preferencialmente em ambiente de água doce, mas algumas espécies colonizam com sucesso lagoas mixoalinas. Algumas poucas espécies habitam o mar Báltico, mas raramente ocorrem em ambiente marinho (Feist & Guerlesquin, 2005). Habitam diversos tipos de ambientes aquáticos, tanto em corpos d'água temporários quanto permanentes, desde tanques minúsculos a grandes lagos (Coops, 2002).

Podem ser usadas para monitoramento da qualidade da água, pois são conhecidas como indicadoras de águas claras e pobres em nutrientes. Characeae são espécies pioneiras, colonizando ambientes sem vegetação, novos ou retrabalhados, antes do desenvolvimento das comunidades de plantas. Sujeitas a competição com as fanerógamas, a maioria delas regressa a refúgios ou desaparece do local. As pontas férteis dos ramos crescem em direção a superfície da água, onde a cor laranja ou vermelha dos gametângios maduros é visualmente notável e pode fornecer alguma proteção a luz ultravioleta. Consideradas anuais, as Characeae possuem um talo vegetativo que pode, sob condições especiais, persistir durante estações desfavoráveis (Feist & Guerlesquin, 2005).

Cada indivíduo produz um grande número de oogônios e anterídios (normalmente mais que 100). Após a fertilização na água, os oósporos maduros, então se soltam da planta-mãe e caem para o fundo, onde germinam após um período de dormência. Os oósporos germinando dão origem a uma densa população, formando um tapete de vegetação bentônica. As carófitas parecem ter várias estratégias de crescimento (Titus *et alii*, 2004). Crescimento perene tem sido registrado em lagos profundos, enquanto em corpos d'água temporários, o crescimento pode ser errático ou sazonal. Quando o nível da água cai e as plantas ficam expostas ao ar isso leva a senescência. Os indivíduos geralmente morrem no outono ou em intervalos irregulares, para serem sucedidos por outros que crescem a partir da germinação de novos oósporos. O crescimento é mais lento no inverno (Pentecost *et alii*, 2006).

O talo é usado como suporte para epífitas, como alimento por animais herbívoros aquáticos e pássaros e como fonte de carbonato de cálcio para ecdises de crustáceos. Os girogonites de espécies-fósseis são encontrados em abundância em ambientes costeiros, permitindo estimativas estatísticas das antigas populações. Incrustações de carófitas calcificadas são o principal componente de sedimentos margosos essencialmente lacustres mundiais (Garcia, 1994).

A. Energia

As Characeae, que são fixas ao substrato por rizoides muito finos, colonizam preferencialmente águas calmas, sem turbulência. Os hábitats onde as Characeae crescem podem ser permanentes ou temporários, mas precisam estar úmidos pelo menos alguns meses por ano: lagos, salinas, plantações de arroz, tanques de piscicultura e lagoas. Ocorrem em corpos d'água de todos tamanhos, mas não pode estar sujeitos a drenagem durante o período de crescimento do protonema, ou antes, da fertilização (Garcia, 1994).

O potencial de germinação de algumas carófitas persiste por vários anos, mas solo seco com esporos de carófitas não pode ser muito remexido, pois isso pode enterrar os oósporos muito profundamente impossibilitando a germinação (Feist & Guerlesquin, 2005).

B. Salinidade

Nunca ocorrem em hábitat marinho e nem em lagos hipersalinos (ou sebkha) com alta salinidade permanente (Soulié-Märsche, 1991). *Lamprothamnium papulosum* é a espécie mais tolerante a salinidade entre as Characeae atuais. Seus girogonites somente se formam viáveis até salinidade no máximo de 40g l^{-1}. E o lago hipersalino precisa ter pelo menos 3 meses de salinidade em torno de 20g l^{-1} para germinação (Soulié-Märsche, 2008).

C. Substrato

Characeae preferem solos menos densos, areia, silte, ou lama, onde os rizoides podem penetrar mais facilmente. Elas também criam raízes em interstícios entre pedras ou no fundo de bacias artificiais cobertas com uma camada fina de silte. Elas não crescem sobre as rochas (Feist & Guerlesquin, 2005).

D. Profundidade

A maioria das Characeae cresce em águas rasas, entre 0,1 e 10 m de profundidade, mas algumas espécies são aptas a sobreviver em águas mais profundas, como a *Nitellopsis obtusa* que vive entre 1 e 30 m (Stroede, 1933 *apud* Feist & Guerlesquin, 2005).

E. Luminosidade

A quantidade e qualidade de luz afeta o crescimento vegetativo, especialmente o comprimento dos entrenós, o desenvolvimento dos filoides e a reprodução sexuada (desenvolvimento do gametângio). A luz também afeta a distribuição de espécies de acordo com a profundidade, resultando em um zoneamento vertical e horizontal das camadas de vegetação.

A luz controla a fotossíntese e influencia a calcificação. O fato que a intensidade da luz está relacionada a latitude explica porque a maioria das espécies calcificadas ocorre em zonas de clima temperado a subtropical (Feist & Guerlesquin, 2005).

F. Temperatura

Algumas espécies de Characeae são restritas a determinadas zonas climáticas e são evidentemente influenciadas pela temperatura. A temperatura afeta significativamente tanto a germinação quanto o desenvolvimento. Geralmente em regiões temperadas as Characeae ocorrem em águas de 12°C a 26°C, mas em regiões tropicais podem sobreviver em águas de até 30°C (Feist & Guerlesquin, 2005).

Distribuição Bioestratigráfica e Paleobiogeográfica

As primeiras carófitas (*Moellerina* e *Sycidium*) surgiram no Neossiluriano, e tiveram origem na província paleogeográfica Báltica (figura 8.2A). O Devoniano foi um período de diversificação, na qual três ordens, Sycidiales, Moellerinalles e Charales dispersaram-se, ocupando diversas localidades no paleocontinente Euroamericano (figura 8.3). Além deste, atingiram também, as províncias do sul da China e Austrália e o limite norte do Gondwana, sendo que estas ocorrências podem ser explicadas devido a migrações através de mares epicontinentais.

No Eocarbonífero a distribuição das carófitas restringiu-se a apenas duas localidades: América do Norte (*Sycidium*, *Karpinskya*; Peck & Morales, 1966) e sul da China (*Xinjiangochara*, *Gemmichara*; Yang & Zhou, 1990; Lu & Zhang, 1990). O final do Eocarbonífero foi catastrófico para as carófitas, o que pode ser observado pela escassez de depósitos contendo este grupo. As possíveis causas são a formação de bacias parálicas, devido à união dos continentes Euroamérica e Gondwana e/ou a competição com plantas superiores (Feist & Grambast-Fessard, 2005). No Neocarbonífero ocorre o surgimento das famílias Palaeocharaceae e Porocharaceae. As Porocharaceae apresentam um novo tipo morfológico com 5 células espiraladas sinistrogiras.

A ampla distribuição paleobiogeográfica observada no Permiano, provavelmente deve-se a união dos continentes, criando assim vastas áreas e favorecendo a dispersão do grupo (figura 8.2B).

A Porocharaceae foi uma das famílias sobreviventes a extinção do Permo–Triássico e, constituiu o núcleo para a evolução das linhagens mesozoicas. Elas deram origem às três famílias pós-Paleozoicas por meio de três diferentes mecanismos de fechamento do poro apical (Feist & Grambast-Fessard, 2005).

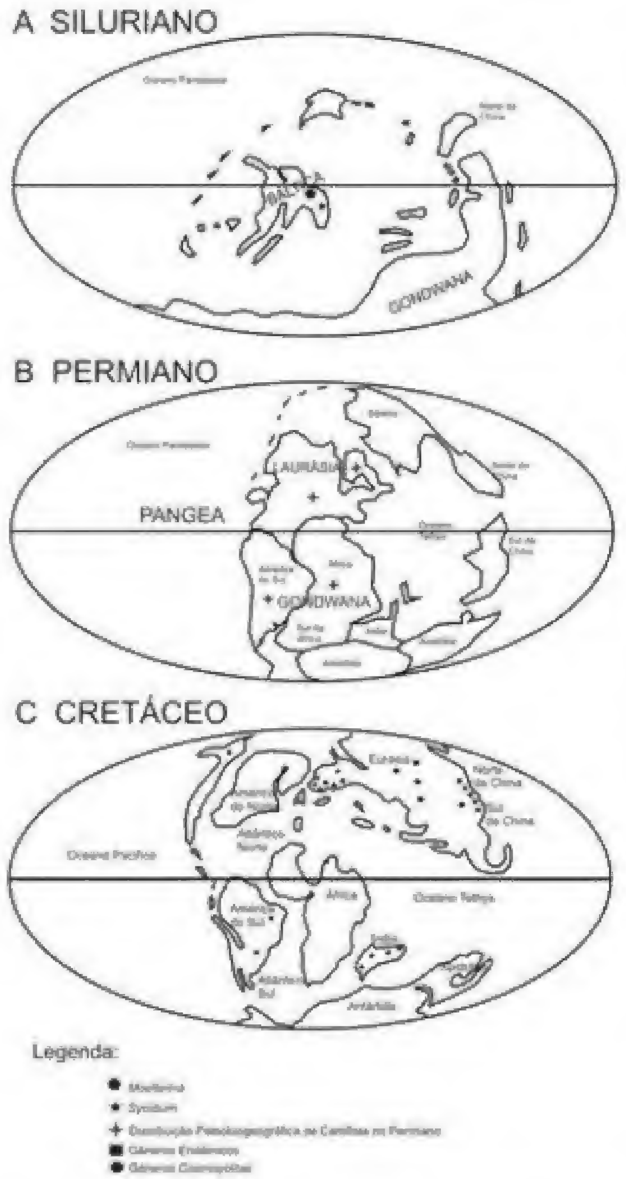


Figura 8.2 Distribuição paleobiogeográfica das carófitas. (baseado em Paleomaps. http://www.scotese.com)

No início do Triássico observa-se uma diminuição no tamanho dos girogonites em comparação às espécies paleozoicas, podendo ter relação com a queda da temperatura resultante das glaciações do Permiano. Devido a extinções ocorridas no final do Triássico, que não foram compensadas pela evolução de novos gêneros, o Eojurássico caracteriza-se por um período de empobrecimento do grupo, cuja distribuição fica restrita apenas a China, Índia e Europa (Feist & Cubaynes, 1984; Feist, Bhatia & Yadagiri, 1991; Lu & Yuan, 1991; Liu & Chen, 1992). No Mesojurássico surgem três novos gêneros, que alcançam a América do Norte e África. Esta fase de expansão continua no Neojurássico, favorecida pelo surgimento de novas terras emersas na Laurásia e no norte de Gondwana (Lu & Luo, 1990; Feist *et alii*, 1995; Schudack *et alii*, 1998; Schudack, 1999). Nesta época surge uma nova família, a Clavatoraceae, inicialmente com sete gêneros e também a subfamília Nitelloideae.

Como o Eocretáceo foi um período de grande expansão continental, novos gêneros de Clavatoraceae e Characeae evoluíram, e algumas espécies tiveram uma distribuição cosmopolita. Durante o Albiano, com a abertura do Oceano Atlântico, parte dos gêneros foram extintos. O desenvolvimento das angiospermas também pode ter sido importante na alteração desta flora (Feist & Grambast-Fessard, 2005).

Com a fragmentação do Pangea, os gêneros do Neocretáceo apresentam uma diferenciação provincial, mas assim como em outros períodos, existiram gêneros subcosmopolitas. As carófitas estavam distribuídas em quatro regiões principais: Eurásia, Sul da Europa, América do Norte e do Sul e Índia (figura 8.2C). É importante salientar que na América do Sul podem ser diferenciadas duas unidades paleobiogeográficas neste período, a Província Andina Sul-Americana e a Província Atlântica Sul-Americana. A Província Andina se estendia por toda a margem oeste do continente, e possuía relação com a América do Norte e Ásia. A Província Atlântica inclui a Bacia de Campos e parte oeste da bacia do Colorado (Argentina), e exibia um intercâmbio de ostracodes e carófitas com a África e o sul da Europa (Musacchio, 2000).

Os eventos que marcaram o limite Cretáceo–Paleógeno foram importantes para as carófitas, mas não caracterizam um período de extinção em massa. A diminuição na diversidade do grupo no Cenozoico deve-se possivelmente ao fato de que as extinções ocorridas no limite K-Pg não foram equilibradas pelo surgimento de um mesmo número de novos gêneros. No início da era Cenozoica, mais precisamente no Paleoceno, a Ásia foi um novo centro de endemismo para diversos gêneros. Durante este período a diferenciação provincial que havia começado no Eocretáceo continuou, mas haviam alguns gêneros cosmopolitas como *Feistiella*, *Harrisichara*, *Dughiella*, *Platychara* e *Peckichara*. No Eoceno, a flora se restringia a apenas duas famílias, a Characeae e a Raskyellaceae. Supõe-se que tenham existido novas rotas de migração entre Europa, China, Índia e norte da África, resultantes de colisões continentais. Um indicativo para esta possibilidade seria a ampla distribuição de alguns gêneros no registro fóssil, como *Nitellopsis*, *Harrisichara*, *Maedleriella*, *Peckichara* e *Stephanochara* (Feist & Grambast-Fessard, 2005).

O Oligoceno foi um período de empobrecimento dos *taxa*, mas o final foi caracterizado pela evolução de novas espécies, caracterizando uma renovação para o grupo. A diversificação continuou durante o Mioceno, com o surgimento de um novo gênero, *Rantzieniella*, sendo este o último período conhecido de diversificação das carófitas. Durante o Plioceno houve um declínio e as áreas de ocorrência ficaram restritas apenas a Ásia e Europa com exceção dos gêneros cosmopolitas *Chara* e *Lamprothamnium*. As carófitas atuais são praticamente as mesmas que existiam no Pleistoceno, apenas o gênero *Hornichara* atualmente encontra-se extinto (Feist & Grambast-Fessard, 2005).

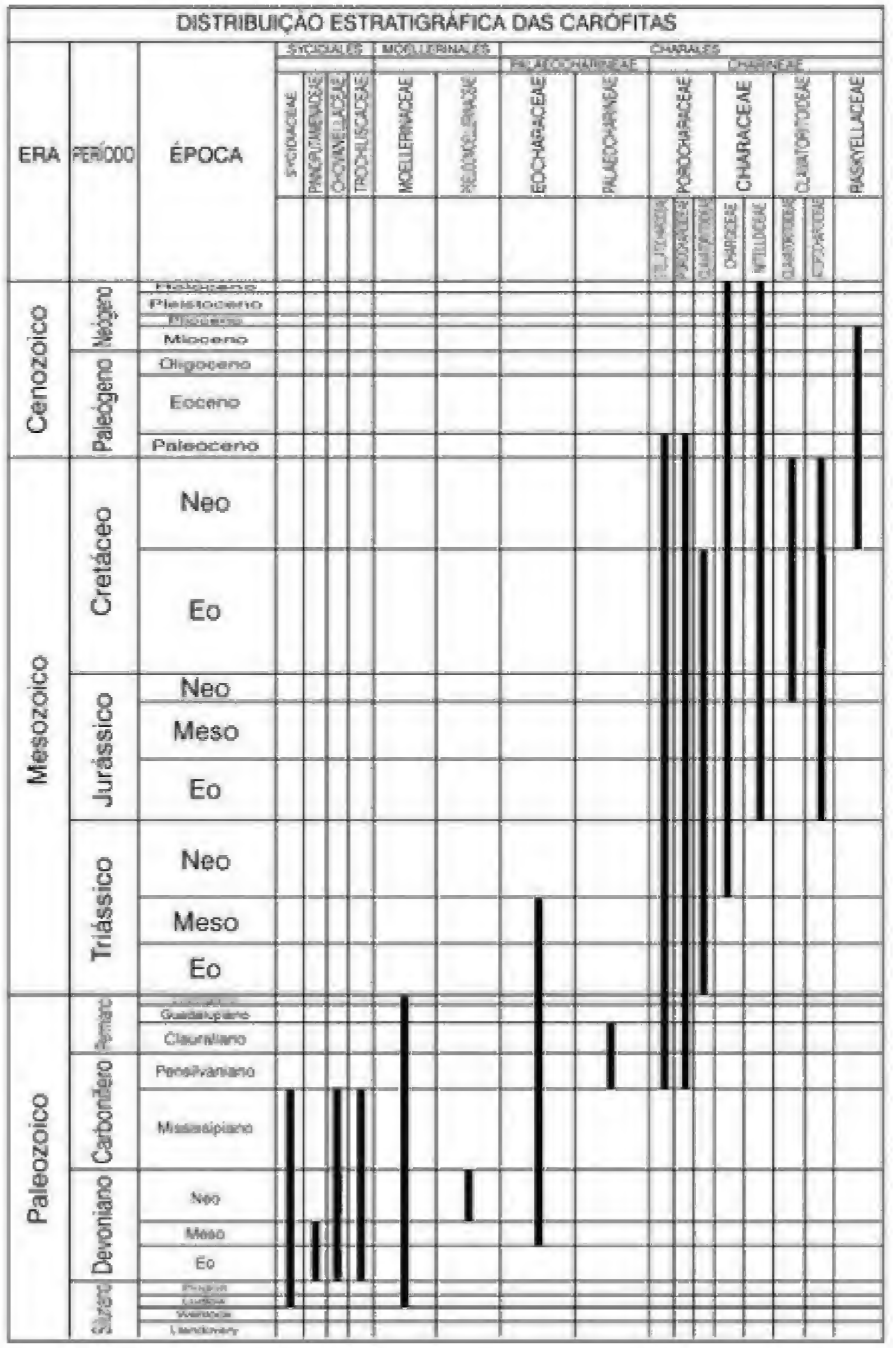


Figura 8.3 Distribuição estratigráfica das carófitas (baseado em Feist & Grambast-Fessard, 2005).

Trabalhos Publicados no Brasil

O registro mais antigo de carófitas na América do Sul trata da espécie *Leonardosia langei*, descrita por Sommer em 1954, a partir de amostras provenientes da Formação Teresina (Guadalupiano do Grupo Passa Dois, Bacia do Paraná). Sommer (1954) ainda apontou a ocorrência de fragmentos de porções vegetativas associados. Neste estudo o gênero *Leonardosia* não foi enquadrado em nenhuma família conhecida, mas Grambast (1962) o classificou como pertencente à família Porocharaceae. Também em amostras da Formação Teresina, Ragonha & Soares (1974) reportam a ocorrência de adpressões de girogonites atribuídos a *Leonardosia langei*; Maranhão *et alii* (1996) registram os primeiros girogonites de *Leonardosia langei* silicificados, preservados tridimensionalmente; Rohn *et alii* (1997) citam a presença de girogonites em dois outros afloramentos desta formação. Faria *et alii* (2008) revisitando tais afloramentos confirmam se tratarem de *Leonardosia langei* e destacam o fato de alguns espécimes se encontrarem permineralizados (figura 8.4). Num estudo recente Faria & Ricardi-Branco (2009) identificaram, além do registro de porções vegetativas, um possível anterídio associado a *Leonardosia langei*.

No Mesozoico há registro de carófitas na Formação Quiricó, Barremiano da Bacia do São Francisco (Tomassi, 2002; Do Carmo *et alii*, 2003), onde foram encontrados talos e oogônios associados à ostracodes não marinhos. Na Formação Santana, Albiano da Bacia do Araripe (Saraiva *et alii*, 2001; Saraiva *et alii*, 2003), foram descritos partes de talo e girogonites de *Nitella* sp. Na Formação Itapecuru, Eocretáceo da Bacia do Parnaíba (Vicalvi *et alii*, 1996; Vicalvi & Carvalho, 2002), foram descritos cauloides de *Chara* sp. associados a fragmentos de diversos grupos vegetais, e também foram estudados oogônios associados à ostracodes e palinomorfos. No Santoniano – Campaniano da Bacia de Santos (Musacchio *et alii*, 1993; Baecker Fauth *et alii*, 2008; Santos *et alii*, 2008) foram encontrados girogonites associados à ostracodes e palinomorfos (figura 8.5).

Em rochas do Neocretáceo da Bacia do Paraná, Formação Adamantina do Grupo Bauru, foram encontrados centenas de girogonites e descrita a espécie *"Chara" barbosai* (Petri, 1955). Dias-Brito *et alii* (2001) identificaram 7 organo-espécies de carófitas em rochas da Formação Marília do Grupo Bauru e reconheceram duas associações distintas e diácronas de carófitas e ostracodes. A associação de *"Chara" barbosai – Ilyocypris* cf. *riograndensis* proposta para a Formação Adamantina (Turoniano – Santoniano) e a associação de *Amblyochara* sp. – *Neuquenocypris minor mineira* para a Formação Marília (Maastrichtiano).

Para o Cenozoico podemos citar a presença de carófitas no Oligoceno da Bacia de Taubaté (Melo, 2003) onde estão associadas a briófitas.

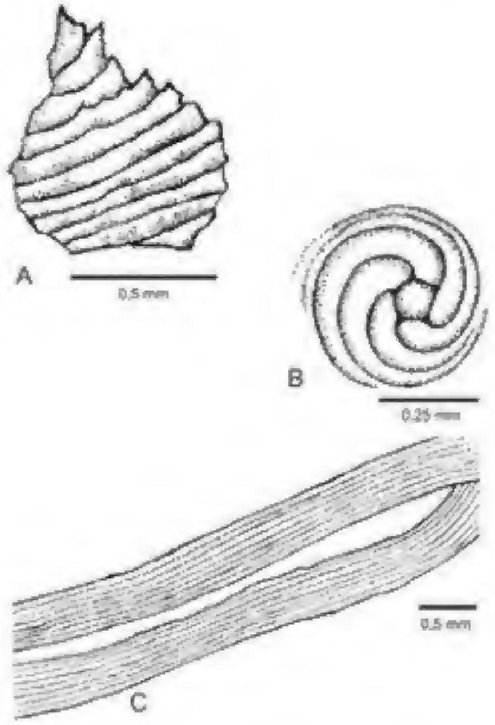


Figura 8.4 (A) Impressão lateral de um girogonite de *Leonardosia langei*. (B) Impressão do polo basal onde pode-se notar a marca do placa basal inteira e pentagonal. (C) Partes de talos corticados encontrados em associação.

Aplicações

A simples presença de carófitas tem sido usada em estudos paleoambientais para demonstrar que a sedimentação é lacustre e não marinha (Reichenbacher *et alii*, 2004). O conhecimento taxonômico e geoquímico das carófitas permite inferir mudanças no nível dos lagos, salinidade, produtividade e temperatura da água. A ocorrência de *Lamprothamnium* spp., por exemplo, indica condições de águas salobras em sedimentos pleistocênicos e ambientes evaporíticos no Neógeno e Mesozoico (Garcia & Chivas, 2004). *Nitellopsis obtusa* é indicadora de lagos com águas profundas e frias (Soulié-Märsche, 1991). Períodos de alta produtividade de um lago podem ser inferidos através de "proxies" de abundância de carófitas (Hallett *et alii*, 2003). Análises de Isótopos estáveis em carbonatos ricos em carófitas têm sido usadas para inferir mudanças na temperatura da água e produtividade durante o Holoceno (Anderson *et alii*, 2001). As carófitas possuem características que permitem seu uso como fósseis-guia, tais como fácil identificação taxonômica, curta distribuição estratigráfica e ampla distribuição geográfica. Um zoneamento bioestratigráfico baseado em carófitas para o Paleozoico foi estabelecido na China (Wang *et alii*, 2003) e para o Meso-Cenozoico da Europa foi proposto por Riveline *et alii* (1996). Os talos calcificados ou silicificados de carófitas podem ser usados como abrasivos e talos frescos ou secos são usados como fertilizantes naturais.

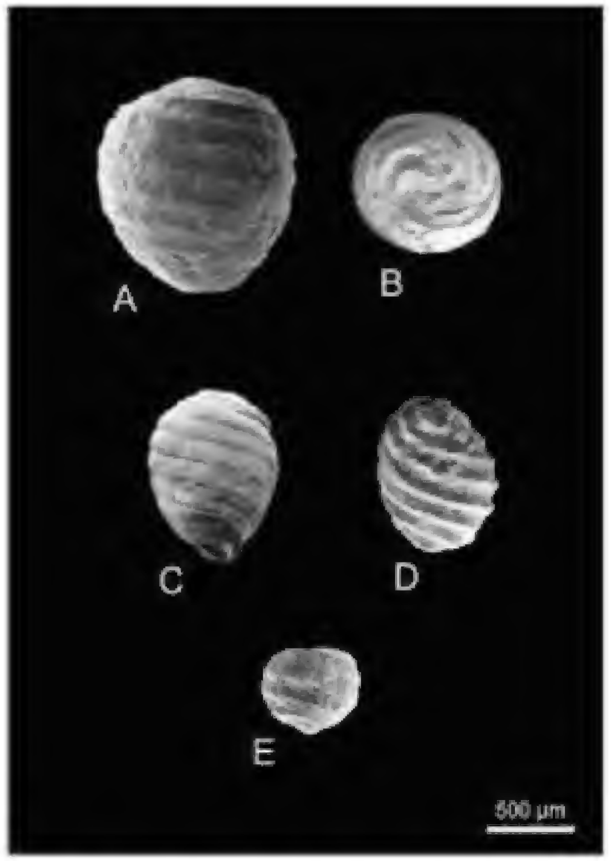


Figura 8.5 Carófitas cretácicas da Bacia de Santos. (A) Vista lateral de *Amblyochara* sp. (B) Vista apical de *Amblyochara* sp. (C) Vista lateral de *Pseudoharrisichara* sp. (D) Vista lateral de *Feistiella* sp. (E) Vista lateral de *Platychara* sp.

Referências

ANADÓN, P.; UTRILLA, R. & VÁZQUES, A. 2002. Mineralogy and Sr-Mg geochemistry of charophyte carbonates: a new tool for paleolimnological research. *Earth and Planetary Science Letters*, *197*: 205-214.

ANDERSON, L.; ABBOTT, M. B. & FINNEY, B. P. 2001. Holocene climate inferred from oxygen isotope ratios in lake sediments, Central Brooks Range, Alaska. *Quaternary Research*, *55*: 313-321.

BAECKER FAUTH, S. & FAUTH, G. 2008. Upper cretaceous from the Santos Basin, Brazilian Continental Margin. *In*: IRGC Symposium, 5, 2008, Rostock. *Poster abstracts*, p. 5.

COOPS, H. 2002. Ecology of charophytes: an introduction. *Aquatic Botany*, *72*: 205-208.

DIAS-BRITO, D.; MUSACCHIO, E. A.; CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M. S. A. S.; SUÁREZ, J. M. & RODRIGUES, R. 2001. Grupo Baurú: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil – concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue Paleobiologique*, *20*(1): 245-304.

DO CARMO, D. A.; TOMASSI, H. Z. & OLIVEIRA, S. B. S. G. 2003. Taxonomia e distribuição estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo Inferior), bacia Sanfranciscana, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, *Boletim*... Brasília, DF, p. 118.

FARIA, R. S.; RICARDI-BRANCO, F. & CORTEZ, I. 2008. *Leonardosia langei* Sommer in the states of São Paulo and Paraná: three important outcrops. *In*: IRGC Symposium, 5, 2008, Rostock. *Poster abstracts*, p. 10.

FARIA, R. S. & RICARDI-BRANCO, F. 2009. *Leonardosia langei* Sommer (Charophyta, Porocharaceae) from Corumbataí Formation (Guadalupian), Piracicaba, SP, Brazil: First register of an antheridium and of corticated thalli. *Ameghiniana*, *46*(1): 49-57.

FEIST, M. & CUBAYNES, R. 1984. Découverte de charophytes dans le Lias du Sud de la France. Implications paléo-écologiques et phylogénétiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences dee Paris*, *299*: 593-596.

FEIST, M. & GUERLESQUIN, M. 2005. Ecology and Paleoecology. *In:* FEIST, M.; GRAMBAST-FESSARD, N.; GUERLESQUIN, M.; KAROL, K.; LU, H.; MCCOURT, R. M.; WANG, Q. & SHENZEN, Z. (eds.). *Treatise on invertebrate paleontology*, Part B., Protoctista 1. Volume 1: Charophyta. *The Geological Society of America, Boulder*, p. 29-46.

FEIST, M.; BHATIA S. B. & YADAGIRI, P. 1991. On the oldest representative of the family Characeae and its relationships with Porocharaceae. *Bulletin de la Societé Botanique de France, 138*: 25-32.

FEIST, M.; GRAMBAST-FESSARD, N.; GUERLESQUIN, M.; KAROL, K.; LU, H.; McCOURT, R. M.; WANG, Q. & SHENZEN, Z. 2005. *Treatise on invertebrate paleontology*, Part B., Protoctista 1. Volume 1: Charophyta. *The Geological Society of America, Boulder*, 170 p.

FEIST, M.; LAKE, R. D. & WOOD, C. J. 1995. Charophyte biostratigraphy of the Purbeck and Wealden of southern England. *Palaeontology, 38*: 407-442.

GARCIA, A. 1994. Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology, 10*: 43-52.

GARCIA, A. & CHIVAS, A. R. 2004. Quaternary and extant euryhaline *Lamprothamnium* Groves (Charales) from Australia: gyrogonite morphology and paleolimnological significance. *Journal of Paleolimnology, 31*: 321-341.

GUERLESQUIN, M. & FEIST, M. 2005. Morphology. *In:* FEIST, M.; GRAMBAST-FESSARD, N.; GUERLESQUIN, M.; KAROL, K.; LU, H.; McCOURT, R. M.; WANG, Q. & SHENZEN, Z. (eds.). *Treatise on invertebrate paleontology*, Part B., Protoctista 1. Volume 1: Charophyta. *The Geological Society of America, Boulder*, p. 1-23.

GRAMBAST, M. L. 1962. Classification de l'embranchement des charophytes. *Naturalia Monspeliensia, Série Botanique*, vol. 14, p. 63-86.

HALLETT, D. J.; MATHEWES, R. W. & WALKER, R. C. 2003. A 1000 year record of forest life, drought and lake-level change in southeastern British Columbia, Canada. *The Holocene, 13*: 751-761.

HORN AF RANTZIEN, H. 1956. Morphological terminology relating to female charophyte gametangia and fructifications. *Botaniska Notiser, 109*: 212-259.

KAROL, K. G.; McCOURT, R. M.; CIMINO, M. T. & DELVICHE, C. F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science, 294*: 2351-2353.

LIU, J. & CHEN, Z. 1992. Discovery of fossil charophytes from the Late Triassic Xujiahe Formation and Early Jurassic Lower Yiemen Formation, Sichuan Province, and its significance. *Acta Geologica Sinica, 66*: 73-81.

LU, H. & LUO Q. X. 1990. Fossil charophytes from the Tarim Basin, Xinjiang. *Scientific and Technical documents Publishing House*, p. 261.

LU, H. & YUAN, X. 1991. Jurassic and Early Cretaceous charophytes from the Bayan hot basin and its neighborhood. *Acta Micropaleobotanica Sinica, 8*: 373-394.

LU, H. & ZHANG, S. 1990. New Paleozoic charophytes of China. *Acta Micropaleontologica Sinica*, 7(1): 9-17.

MARANHÃO, M. S. A. S. & PETRI, S. 1996. Novas ocorrências de fósseis nas formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo e considerações preliminares sobre seu significado paleontológico e bioestratigráfico. *Revista do Instituto Geológico, 17*(½): 33-54.

MELO D. J. 2003. Afinidades botânicas dos fósseis da Bacia de Taubaté, Formação Tremembé. *Paleontologia em Destaque, 44*: 21.

MUSACCHIO, E. A. 2000. Biostratigraphy and biogeography of Cretaceous charophytes from South America. *Cretaceous Research, 21*: 211-220.

MUSACCHIO, E. A. & VIVIERS, M. C. 1993. Carófitas (algas verdes não marinhas) aptianas na Bacia de Santos, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13, *Boletim*. São Leopoldo, RS, p. 170.

PECK, R. E., & MORALES, G. A. 1966. The Devonian and lower Mississipian charophytes of North America. *Micropaleontology, 12*: 303-324.

PENTECOST, A.; ANDREWS, J. E.; DENNIS, P. F.; MARCA-BELL, A. & DENNIS, S. 2006. Charophyte growth in small temperate water bodies: extreme isotopic disequilibrium and implications for the palaeoecology of shallow marl lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 240*: 389-404.

PETRI, S. 1955. Charophyta cretácicas de São Paulo (Formação Bauru). *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, *4*(1): 67-72.

QIU, Y. L. 2008. Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants. *Journal of Systematics and Evolution, 46*(3): 287-306.

RAGONHA, E. W. & SOARES, P. C. 1974. Ocorrências de Carófitas Fósseis na Formação Estrada Nova em Anhembi, SP. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, *Anais*. Porto Alegre, RS, p. 271-275.

REICHENBACHER, B.; UHLIG, U.; KOWALKE, T.; BASSLER, B.; MATZKE-KARASZ, R. & SCHENK, B. 2004. Biota, palaeonvironments and biostratigraphy of the continental Oligocene deposits of the South German Molasse Basin (Penzberg Syncline). *Palaeontology, 47*: 639-677.

RIVELINE, J.; BERGER, J. P.; FEIST, M.; MARTIN-CLOSAS, C.; SCHUDACK, M. & SOULIÉ-MÄRCHE, I. 1996. European Mesozoic–Cenozoic charophyte biozonation. *Bulletin de la Societé Geologique de France, 167*(3): 453-468.

ROHN, R.; RÖSLER, O.; PENATTI, J. R.; CZAJKOWSKI, S.; IANUZZI, R.; MENDONÇA, E.; FERREIRA, A. R.; PEREIRA, S. C. A. & QUITÉRIO, L. 1997. Plant megafossil occurrences in the Teresina and Rio do Rasto formations (Upper Permian of the Paraná Basin) in the southern region of the Paraná State, Brazil. *Revista da Universidade de Guarulhos – Geociências II, número especial*: 58-68.

SANTOS, A. S.; FAUTH, S. B.; CARVALHO, M. A.; BERGUE, C. T.; VIEIRA, C. E. L.; FAUTH, G. & AGUIAR, E. S. 2008. Interpretação paleoambiental do Cretáceo Superior da Bacia de santos, Brasil: estudos integrados em Palinologia, Palinofácies, Ostracodes e Carófitas. *In:* SIMPÓSIO DE PALEOBOTÂNICOS E PALINÓLOGOS, 12, *Boletim*, p. 187.

SARAIVA, A. A. F.; KELLNER, A. W. A.; SAYÃO, J. M. & SILVA, H. P. 2001. Ocorrência de Charophyta (macroalga) na mina Pedra Branca, Membro Ipubi (Formação Santana), Bacia do Araripe, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, Rio Branco, Sociedade Brasileira de Paleontologia, *Boletim*. Rio Branco, AC, p. 65.

SARAIVA, A. A. F.; RODRIGUES, S. R. G. & KELLNER, A. W. A. 2003. Partes vegetativas de carófitas fossilizadas no Membro Romualdo (Albiano, Formação Santana), Bacia do Araripe, nordeste brasileiro. *Boletim do Museu Nacional, 70*: 5-8.

SCHUDACK, M. 1999. Some charophytes from the Middle Dinosaur Member of the Tendaguru Formation (Upper Jurassic of Tanzania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe, 2*: 201-205.

SCHUDACK, M.; TURNER, C. & PETERSON, F. 1998. Biostratigraphy, paleoecology and biogeography of charophytes and ostracodes from the Upper Jurassic Morrison Formation, Western Interior, USA. *Modern Geology, 22*: 379-414.

SOMMER, F. W. 1954. Contribuição à Paleofitogeografia do Paraná. *In*: LANGE, F. W. (ed.). Volume comemorativo do 1° Centenário do Estado do Paraná. Curitiba, Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná, p. 175-194.

SOULIÉ-MÄRCHE, I. 1991. Charophytes as lacustrine biomarkers during the Quaternary in North Africa. *Journal of African Earth Sciences, 12*: 341-351.

SOULIÉ-MÄRCHE, I. 2008. Charophytes, indicators for low salinity phases in North African sebkhet. *Journal of African Earth Sciences, 51*: 69-76.

TITUS, J. E.; GRISE, D.; SULLIVAN, G. & STEPHENS, M. D. 2004. Monitoring submerged vegetation in a mesotrophic lake: correlation of two spatio-temporal scales of change. *Aquatic Botany, 79*: 33-50.

TOMASSI, H. Z. & DO CARMO, D. A. 2002. Grupo Areado (Cretáceo Inferior), bacia Sanfranciscana: uma proposta de correlação bioestratigráfica. *In*: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA, 8, Brasília. *Mídia digital*.

VICALVI, M. A. & CARVALHO, I. S. 2002. Carófitas cretácicas da Bacia do Parnaíba (Formação Itapecuru), Estado do Maranhão, Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 2, *Boletim*... São Pedro, SP, p. 83-88.

VICALVI, M. A.; MILHOMEM, P. S. & CARVALHO, I. S. 1996. Ostracodes e carófitas da Formação Itapecuru (Pirapemas, Bacia do Parnaíba). *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 68*(2): 271-272.

WANG, Q.; YANG, J. L. & LU, H. N. 2003. Late Paleozoic charophyte assemblages of China. *Acta Micropaleontologica Sinica, 20*: 199-211.

YANG, G. & ZHOU, X. 1990. Discovery of lower Carboniferous charophytes in the northern part of the Tarim basin and their importance. *Dizhi lunping, 36*: 269-276.

9

Palinologia

Ortrud Monika Barth-Schatzmayr
Marcia Aguiar de Barros

O primeiro reconhecimento de grãos de pólen é atribuído aos Assírios, através de um baixo-relevo no palácio do rei Ashur-nasi-apal (885-860 a.C.) (figura 9.1). Neste, um homem alado, portando em uma das mãos uma sacolinha, fertiliza as flores das tamareiras com a outra mão segurando um pequeno recipiente. Outro registro semelhante é encontrado no palácio de Sargon (717 a.C.).

A história da Palinologia está intimamente ligada à história do próprio microscópio, devido ao diminuto tamanho dos grãos de pólen. Cada avanço da tecnologia na construção dos microscópios refletiu avanço correspondente no conhecimento da morfologia polínica. Nos séculos XVII e XVIII surgiram os primeiros trabalhos científicos tratando de morfologia polínica por Marcelo Malpighi (1628-1694), italiano e Nehemiah Grew (1641-?), inglês. Francis Bauer (?-1840), inglês, ilustrou detalhadamente os grãos de pólen de mais de 175 espécies de plantas, durante os anos de 1790 a 1840 em Kew na Inglaterra. O passo mais importante dado por Johannes Evangelista Purkinje (1787-1840), alemão, foi o reconhecimento dos grãos de pólen como valor filogenético. Foi o primeiro a criar uma nomenclatura própria para a descrição polínica. No século XIX surgiu Carl Julius Fritzsche (1800-1871), alemão. Publicou vários livros e criou os termos exina e intina, caracterizando bem estas camadas. Devido à sua formação em química, Fritzsche desenvolveu diferentes métodos de tratamento com ácidos para tornar os grãos estendidos e transparentes. Analisou a origem e a estrutura da esporopolenina. Hugo von Mohl (1805-1872), alemão, em sua única obra, trata exclusivamente de grãos de pólen; colaborou intensamente no avanço dos microscópios e de microtécnicas. Carl Albert Hugo Fischer (1865-?), alemão, estudou mais de 2 000 espécies botânicas. Em seu sistema de classificação baseou-se na presença da exina e nas aberturas dos grãos de pólen.

Tendo sido adquiridos os conhecimentos básicos sobre a morfologia polínica e de esporos dos diversos *táxons* botânicos, numerosos cientistas começaram a aplicar estes conhecimentos no reconhecimento da identidade de microfósseis encontrados em sedimentos dos períodos Terciário e Quaternário. Formaram-se as grandes escolas de palinólogos, a alemã (em função do estudo do carvão), a sueca (em função do estudo de turfeiras) e a holandesa (em função do estudo de sedimentos lacustres e de turfeiras), além de numerosos pesquisadores renomados, nos séculos XIX e XX.

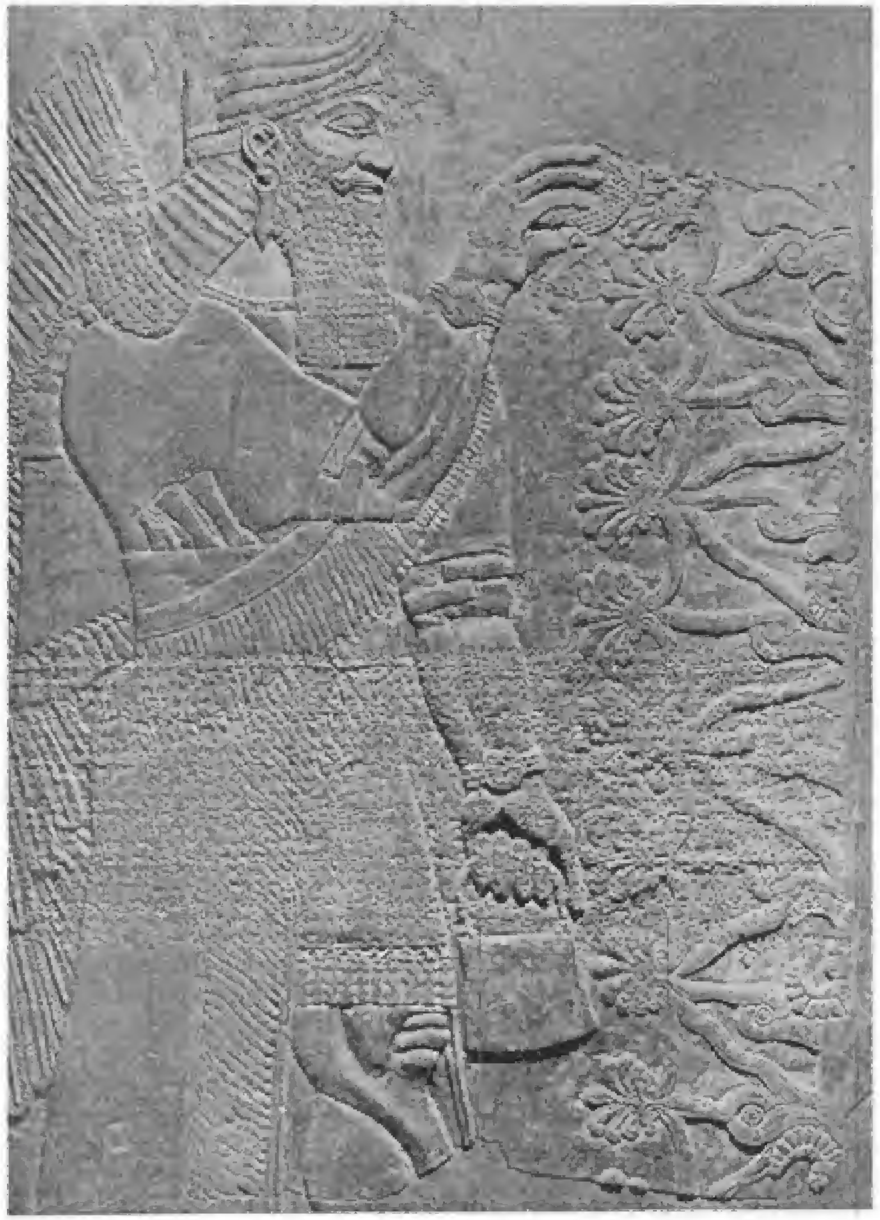


Figura 9.1 Homem assírio polinizando tamareiras (Wodehouse, 1935).

A **Morfologia Polínica Moderna**, após Wodehouse (1935), teve seu início marcado pela aceitação universal do método laboratorial de fossilização artificial de grãos de pólen e esporos (acetólise clássica) apresentado por Erdtman (1943). Com o uso desta técnica, amplos estudos de morfologia polínica foram realizados por Faegri & Iversen (1950) e Erdtman (1952), seguidos de inúmeros trabalhos e obras científicas (Thanikaimoni, 1972-1999).

No Brasil, estudos de morfologia polínica iniciaram-se na área da Palinotaxonomia com a formação de palinólogos por Maria Léa Salgado-Labouriau (a partir de 1961), vindo a constituírem-se outros grupos logo depois, atuando até hoje nas diversas áreas da Palinologia, tais como Barth (desde 1962), Melhem (desde 1963), Absy (desde 1975), Lorscheitter (desde 1983) e Gonçalves-Esteves (desde 1976). A terminologia para a língua brasileira foi publicada por Barth (1965), Barth & Melhem (1988) e para a língua inglesa como padrão por Punt *et alii* (1994) e Hesse *et alii* (2009).

Palinologia, termo, criado por Hyde & Adams (1958), é a ciência que abrange o estudo relativo aos

grãos de pólen das angiospermas e gimnospermas, esporos das pteridófitas e briófitas e microfósseis de sedimentos terrestres e aquáticos. O conceito de **polínico**, portanto, diz respeito unicamente a grãos de pólen, enquanto que **palinológico** diz respeito a todos os elementos estudados em Palinologia.

O **grão de pólen** é o elemento fecundante masculino das plantas superiores. O conjunto de grãos de pólen constitui-se no **pólen** de determinado táxon botânico ou de **associações polínicas**.

Esporos são células assexuadas das plantas criptógamas, as briófitas e pteridófitas. Ao falar em esporos de fungos, eles assim são destacados.

Os **microfósseis** referem-se a resíduos orgânicos, constituídos de esporopolenina, quitina ou pseudoquitina ou de resíduos inorgânicos, resistentes a determinados tratamentos químicos, encontrados em sedimentos terrestres e aquáticos. Juntamente com grãos de pólen e esporos fossilizados, os **palinomorfos**, fazem parte dos elementos em estudo na Paleopalinologia.

A **análise palinológica**, portanto, refere-se ao estudo da composição palinológica de sedimentos (em Paleopalinologia, Aeropalinologia, Melissopalinologia e Ecopalinologia), resultando nos **espectros polínicos** e **palinológicos**.

Ao analisar o pólen de táxons botânicos ou reconhecidos em sedimentos, encontra-se com frequência formas morfológicas muito semelhantes ou idênticas que se podem referir a uma só espécie, várias espécies de um mesmo táxon ou a vários táxons e são denominados de **tipo polínico**.

Os conhecimentos de morfologia polínica são reunidos na **Palinologia Básica** e constituem-se em ferramenta de estudo nas áreas de Genética, Citologia, Microanatomia Vegetal, Filogenia e Evolução. Já na **Palinologia Aplicada**, o relacionamento dos estudos palinológicos se faz com a Fitogeografia, Ecologia, Estratigrafia, Climatologia, Aerobiologia, Glaciologia, Limnologia, Oceanografia, Pedologia e Palinologia Forense.

Morfologia Polínica

A. Grãos de Pólen

O estudo da morfologia polínica inicia-se com os conhecimentos sobre a formação de grãos de pólen (e/ou esporos) a partir do arquespório, ou seja, do tecido não diferenciado, meristemático, em anteras jovens (figura 9.2). Pela diferenciação deste tecido são formadas as células-mães dos grãos de pólen, amplamente interligadas, as quais, num sincronismo perfeito, formam ao mesmo tempo, cada uma por meiose, quatro grãos de pólen (tétrades). Estes grãos de pólen jovens, não resistentes à fossilização, estão inicialmente envoltos por membranas ainda frágeis, a primexina. Amadurecem pela incorporação, a partir do tapeto da antera, de uma substância orgânica conhecida como sendo a mais resistente à fossilização, a esporopolenina. Ficam assim preservadas as características morfológicas dos grãos de pólen que se mantêm durante milhões de anos e sob pressões e temperaturas muito superiores às do tempo de sua fase vital.

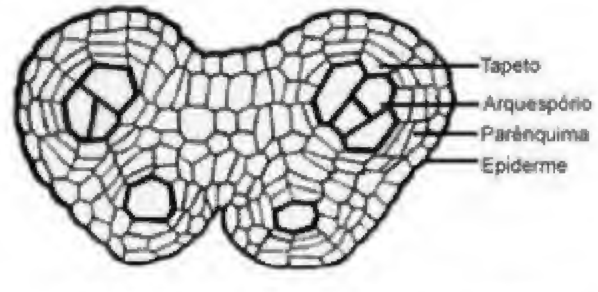


Figura 9.2 Corte transversal por uma antera jovem salientando o arquespório ou tecido meristemático, precursor dos grãos de pólen.

Os grãos de pólen ocorrem em sua maioria isolados, constituindo mônades (figura 9.3). Entretanto, não é raro encontrar grãos permanentemente unidos, oriundos de uma mesma célula-mãe, formando díades e tétrades (figura 9.4); várias tétrades unidas formam ditétrades ou óctades, políades e até políneas (figura 9.5), quando a massa de grãos corresponde à totalidade de uma teca (uma das metades de uma antera).

As principais características morfológicas de grãos de pólen e esporos estão relacionadas ao tamanho, à forma, às aberturas, à ornamentação e à estrutura de seus envoltórios, mal visíveis em material vivo ou herborizado, melhor observáveis após a fossilização artificial (acetólise) ou natural. Em relação aos grãos de pólen destacam-se as características citadas a seguir.

Quanto ao tamanho (figura 9.6), há grãos muito pequenos (< 10 µm), pequenos (10-25 µm), médios (25-50 µm), grandes (50-100 µm), muito grandes (100-200 µm) e gigantes (> 200 µm).

Quanto à polaridade, há grãos isopolares (figura 9.7), apolares (figura 9.8A-C) e heteropolares (figura 9.8D-F).

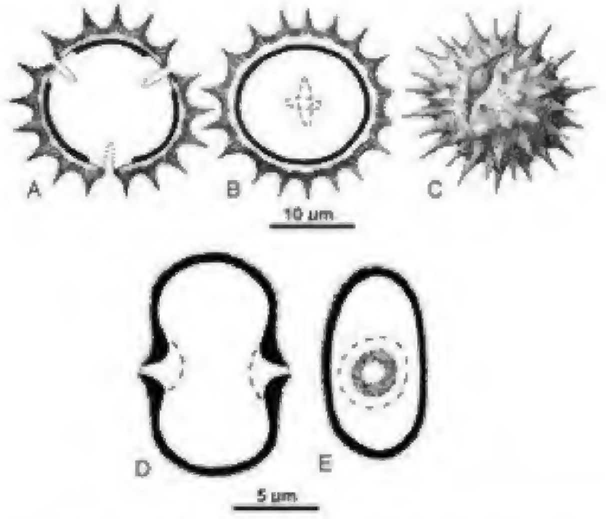


Figura 9.3 Mônades. (A-B) Grão de pólen de simetria radial de *Bidens segetum* (Asteraceae). (A) Vista polar. (B) Vista equatorial (Barth *et alii*, 1976). (C) Grão de pólen espinhoso de *Helianthus annuus* (Wodehouse, 1935). (D-E) Grão de pólen com simetria bilateral de *Cecropia glaziovi* (Barth *et alii*, 1975). (D) Vista equatorial frontal. (E) Vista equatorial lateral.

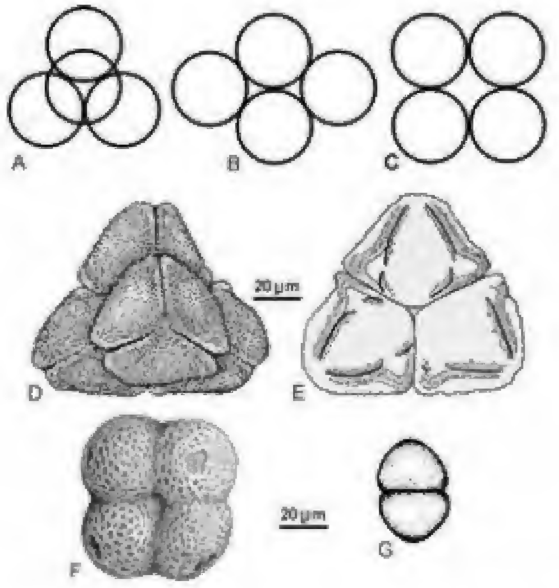


Figura 9.4 Tétrades e díade. (A) Tétrade tetraédrica. (B) Tétrade romboidal. (C) tétrade tetragonal (Wodehouse, 1935). (D-E) Tétrade tetraédrica de *Kielmeyera angustifolia* (Clusiaceae) (Barth, 1963). (D) Superfície. (E) Corte Óptico. (F) Tétrade tetragonal de *Thypha latifolia* (Wodehouse, 1935). (G) Díade formada por dois grãos de pólen inseparáveis.

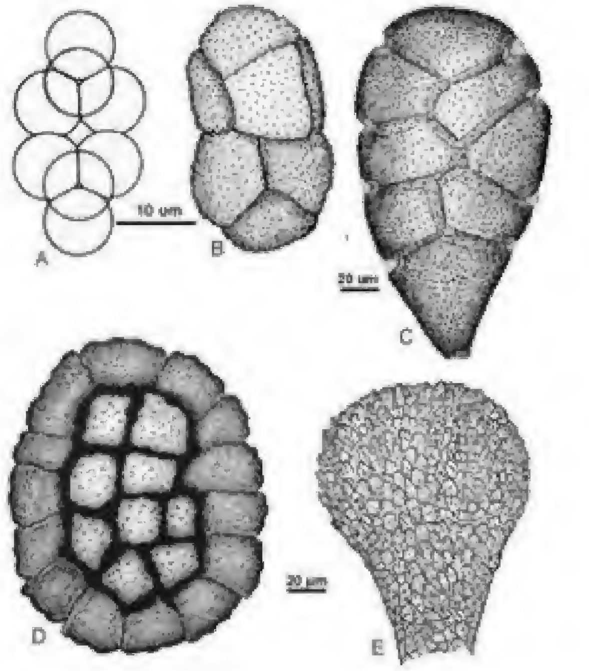


Figura 9.5 Políades. (A) Ditétrade ou óctade. (B) Ditétrade de *Pityrocarpa affinis* (Mimosaceae) (Barth & Yoneshigue, 1966). (C) Ditétrade de *Calliandra selloi* (Mimosaceae) (Barth & Yoneshigue, 1966). (D) Políade de *Inga edulis* (Mimosaceae) (Barth & Yoneshigue, 1966). (E) Polínea de Orchidaceae cujas subunidades são formadas de tétrades.

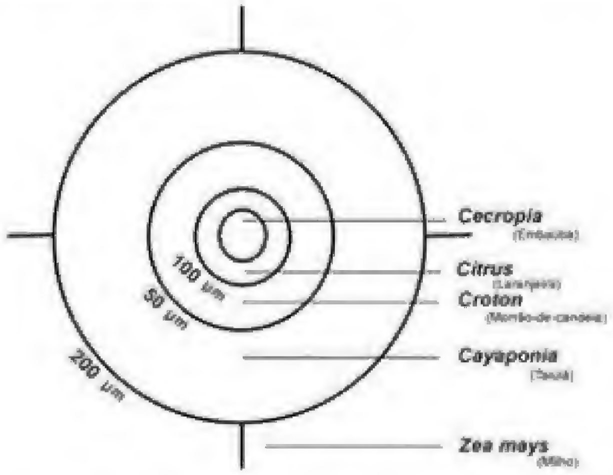


Figura 9.6 Classes de tamanho de grãos de pólen segundo Erdtman (1952).

Quanto à simetria, pode ser bilateral (com dois planos de simetria e três eixos, um polar e dois equatoriais) (figura 9.3D, E) ou radial (com n planos de simetria e dois eixos, um polar e um equatorial) (figuras 9.3A-C, 9.7, 9.9A, B).

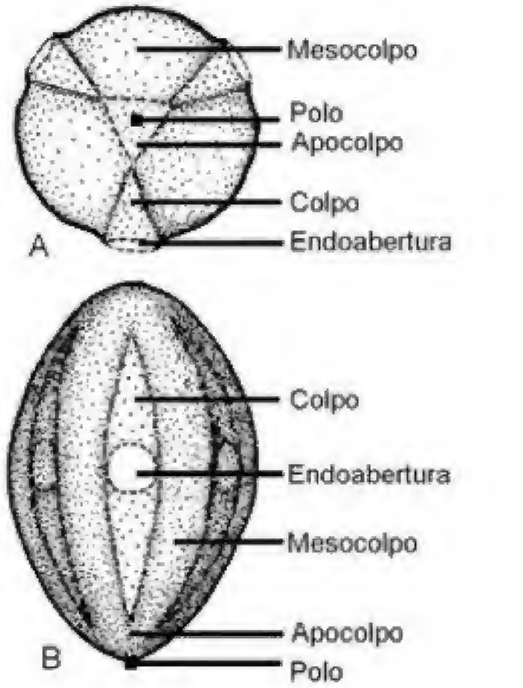


Figura 9.7 Esquema detalhando a morfologia polínica de um grão de pólen provido de três aberturas alongadas (colpos), cada uma com uma endoabertura circular. (A) Vista polar. (B) Vista equatorial (modificado de Barth, 1989).

Quanto à forma (figuras 9.7, 9.9A, B), utiliza-se para grãos de simetria radial, isopolares, a relação eixo polar P/eixo equatorial E, originando as seguintes formas:

peroblatos	P/E menor do que 0,50
oblatos	P/E entre 0,50 e 0,75
suboblatos	P/E entre 0,75 e 0,88
oblato-esferoidais	P/E entre 0,88 e 1,00
subesferoidais:	
prolato-esferoidais	P/E entre 1,00 e 1,14
subprolatos	P/E entre 1,14 e 1,33
prolatos	P/E entre 1,33 e 2,00
perprolatos	P/E maior do que 2,00

Para grãos de simetria radial, apolares, as formas são as seguintes:
grãos esféricos ou esferoidais (figura 9.8A-C)
grãos elipsoidais.

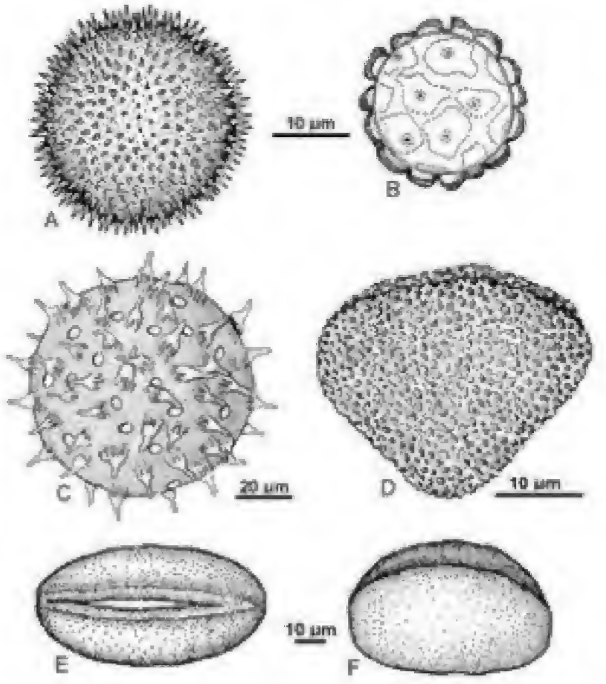


Figura 9.8 (A) *Ocotea catharinensis* (Lauraceae). Grão de pólen inaperturado (atremado), espiculado (Veloso & Barth, 1962). (B) *Dorstenia brasiliensis* (Moraceae). Grão de pólen pantoporado, aspidoto (Barth, 1976). (C) *Ipomoea villosa* (Convolvulaceae). Grão de pólen pantoporado, espinhoso (Salgado-Labouriau & Barth, 1962). (D) *Virola oleifera* (Myristicaceae), grão de pólen 1-colpado, reticulado (Veloso & Barth, 1962). (E-F) *Talauma ovata* (Magnoliaceae), grão de pólen 1-colpado, psilado. (E) Vista polar distal. (F) Vista equatorial (Veloso & Barth, 1962).

Quanto ao âmbito (amb), referindo-se ao contorno de um grão de pólen isopolar, sem constrição equatorial em vista polar, pode ser circular (figuras 9.3A, 9.7A), subcircular ou elipsoidal, triangular e subtriangular (figura 9.9C, D).

Quanto às aberturas dos grãos de pólen, estas se constituem em ectoaberturas, significando interrupção da camada externa, a sexina, formando ou poros (figura 9.9C, D), que são aberturas circulares, ou colpos (figuras 9.7, 9.8D-F), que são aberturas alongadas (comprimento ao menos o dobro da largura). Podem apresentar também endoaberturas, correspondendo a uma interrupção da camada interna, a nexina, podendo ser circulares (figura 9.7), lalongadas (figura 9.3B) (alongadas no sentido do eixo equatorial) ou lolongadas (alongadas no sentido do eixo polar). Em relação ao número, as aberturas dos grãos de pólen são muito variáveis (figura 9.8B-F). Ocorrem grãos sem aberturas até outros com mais de 20 aberturas. Há uma série de termos específicos que se referem ao número, à posição e ao caráter morfológico das aberturas (Barth & Melhem, 1988).

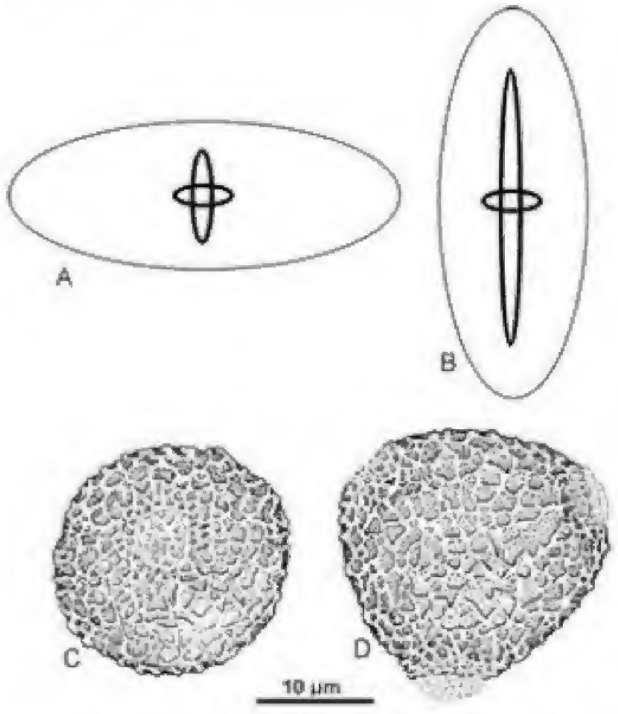


Figura 9.9 (A-B) Formas extremas de grãos de pólen. (A) Peroblata. (B) Perprolata (Barth, 1965). (C-D) *Erythrina speciosa* (Fabaceae). Grão de pólen 3-porado, reticulado. (C) Vista equatorial. (D) Vista polar (Barth, 1964).

Quanto às zonas na superfície dos grãos de pólen (figura 9.7), há duas regiões polares de formato igual ou diferente, e uma região equatorial. Além disso, há as áreas aperturais e entre elas, quando são colpos, temos os mesocolpos, quando são poros, os mesoporos.

O envoltório dos grãos de pólen (figura 9.10) é denominado de esporoderma. Compreende uma camada mais interna, junto à membrana plasmática, que não resiste à fossilização, chamada de intina. A seguir, de dentro para fora, ocorre na grande maioria dos grãos de pólen uma camada densa, contínua, muito refringente, chamada de endexina ou nexina-2. Acima desta está localizada a ectexina, não refringente, que compreende outra camada contínua, chamada de nexina-1, sobre a qual se apoia a sexina, que é a parte mais ornamentada, constituída de columelas, teto, espinhos, retículos, estrias, pilos, báculos, verrugas ou outras estruturas ornamentais (figura 9.11).

Os grãos de pólen de diversas gimnospermas, especialmente dos gêneros *Pinus* e *Podocarpus*, constituem um caso particular em morfologia polínica, pela presença de sacos aéreos formados pela separação entre sexina e nexina (figura 9.12).

B. Esporos

A morfologia dos esporos de pteridófitas e de briófitas assemelha-se em algumas estruturas com a dos grãos de pólen; entretanto, há menos variações morfológicas. Quanto ao número de esporos por unidade, quanto à polaridade, ao tamanho, ao âmbito e à ornamentação, a nomenclatura segue as mesmas regras utilizadas para os grãos de pólen.

Quanto à forma e simetria, os esporos podem ser esferoidais (de simetria radial), elipsoidais (de simetria bilateral), tetraédricos (de simetria radial) e assimétricos (sem plano de simetria definido).

Quanto às aberturas, os esporos podem ser aletes (sem aberturas), triletes (com uma abertura trífida) (figura 9.13A) e monoletes (com uma abertura alongada) (figura 9.13B). As aberturas dos esporos são sempre proximais, isto é, voltadas para o centro da tétrade de origem.

Quanto às zonas na superfície dos esporos, existem: a região polar proximal, aquela voltada para o centro da tétrade, a região polar distal, a voltada para fora do centro da tétrade, a região equatorial e a área apertural.

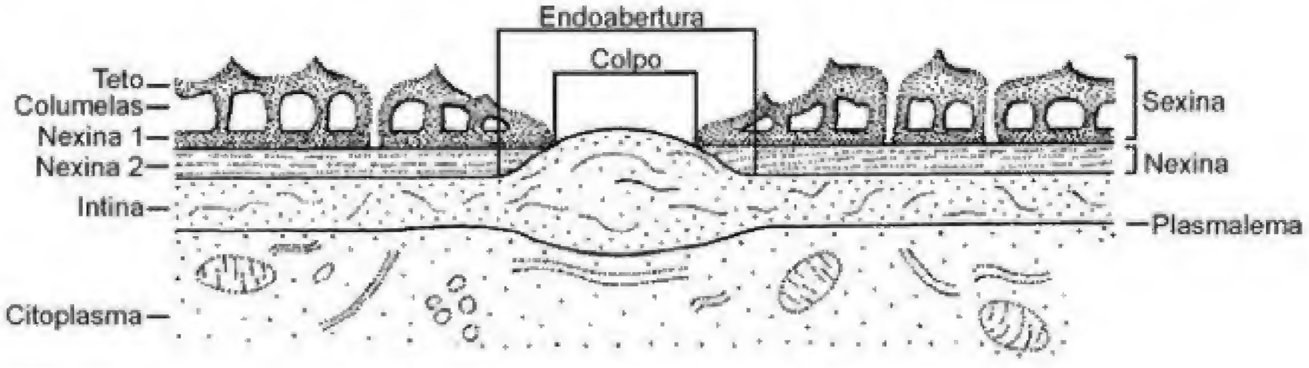


Figura 9.10 Camadas constituintes do esporodermas de grãos de pólen.

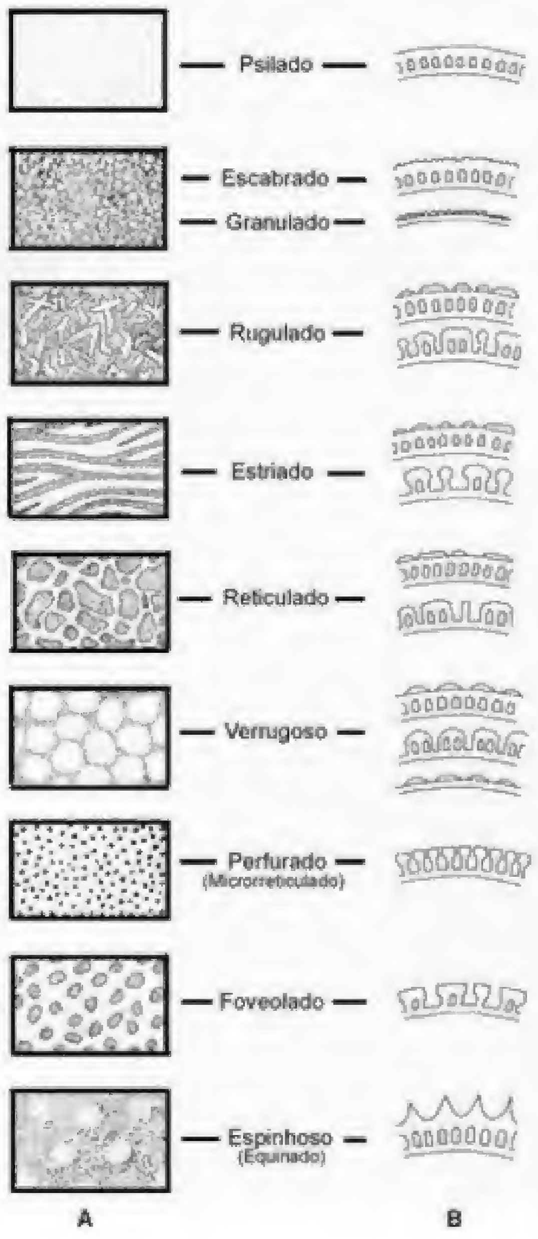


Figura 9.11 Diagrama de diversos tipos de esculturas. A. Vistas de superfície. B. cortes ópticos (modificado de Moore *et alii*, 1991).

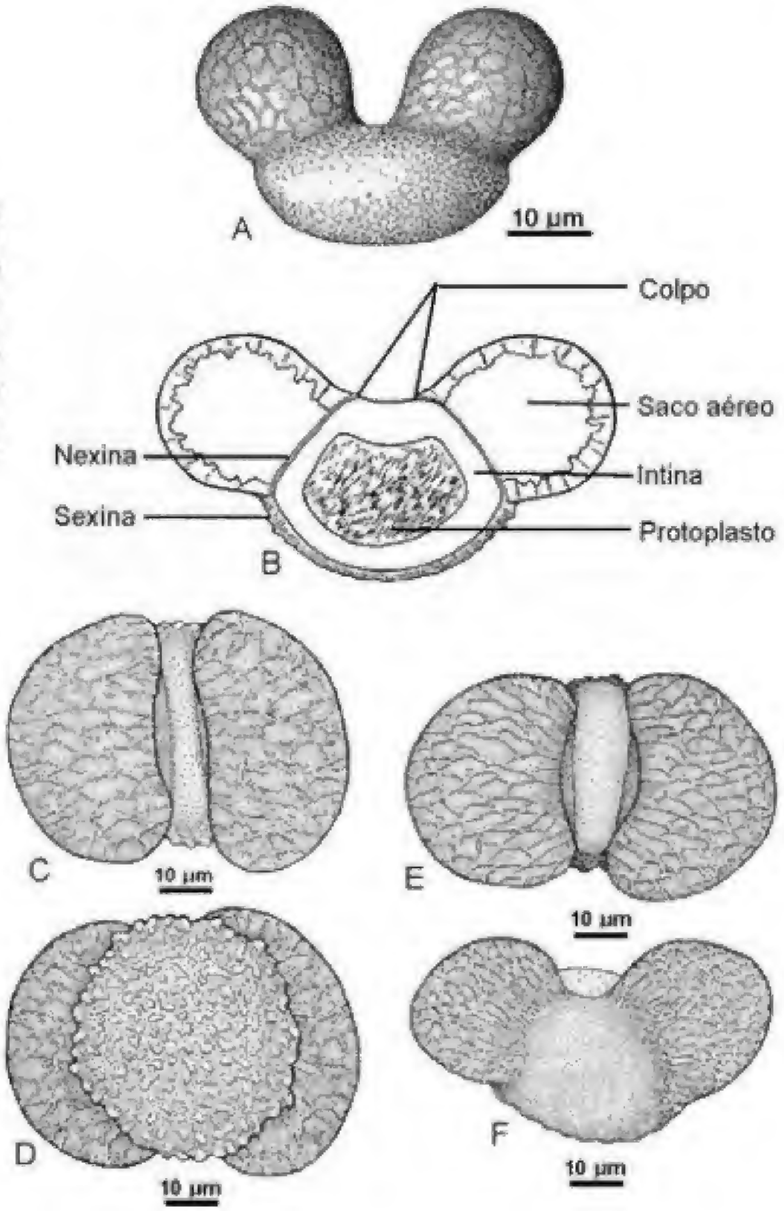


Figura 9.12 Grãos de pólen sacados de Gymnospermae. (A) *Pinus nigra* (Pinaceae) (Wodehouse, 1935). (B) *Pinus scopulorum* (Pinaceae) (modificado de Wodehouse, 1935). (C-D) *Podocarpus lamberti* (Podocarpaceae). (C) Vista polar distal, colpo. (D) Vista polar proximal (Barth, 1962). (E-F) *Podocarpus sellowii* (Podocarpaceae). (E) Vista polar, colpo. (F) Vista equatorial frontal (Barth, 1962).

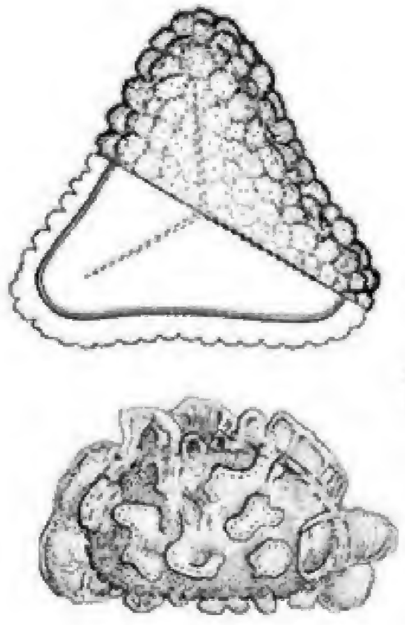


Figura 9.13 Esporos de Pteridophyta. (A) *Cyathea vestita* (Cyatheaceae), esporo trilete (Erdtman, 1957). (B) *Dryopteris filix-mas* (Polypodiaceae), esporo monolete (Erdtman, 1957).

Aplicações da Palinologia

Os conhecimentos de morfologia polínica e de esporos permitem realizar estudos mais amplos, em primeira instância quanto à identificação dos táxons correspondentes (figura 9.14). É possível identificar através da morfologia polínica espécies de plantas, às vezes só ao nível de gênero ou família ou grupos superiores. Estes estudos compõem a **Palinotaxonomia**, tanto ao nível atual quanto a fósseis.

Uma vez identificados os táxons através da morfologia polínica, pode-se ir além, aplicando estes dados em estudos de associações vegetais e de microfósseis, em **Ecopalinologia** e em **Paleoecopalinologia**. Conhecidas estas associações, delas podemos tirar conclusões quanto ao meio ambiente, na **Palinologia Ambiental** e **Paleopalinologia**, levando a informações climáticas atuais e passadas, podendo fazer previsões para o futuro. Estas se referem a espécies aptas para reflorestamentos e reconstituição ambiental.

Considerando sedimentos depositados nos últimos 2,6 milhões de anos, a **Palinologia do Quaternário** procura, através da identificação de grãos de pólen e esporos, reconstituir ambientes pretéritos como na **Paleopalinologia Ambiental**, mas vai além disto. Inclui a avaliação de outros microfósseis, tais como cistos de algas, esporos de fungos, restos de tecidos vegetais, diatomáceas, foraminíferos, visando chegar a dados sobre oscilações e mudanças climáticas, bem como, em regiões litorâneas, sobre as variações do nível do mar. O estado de preservação destes microfósseis também informa sobre ambientes passados antes e durante a sua deposição em sedimentos terrestres, lacustres ou marinhos.

Ainda ligada à Palinologia do Quaternário, a **Arqueopalinologia** fornece dados valiosos sobre a vegetação de determinada época, inferindo as condições climáticas reinantes e a forma como o homem supostamente utilizava os recursos disponíveis. Através desta análise, é possível reconhecer modificações ocorridas no meio ambiente através de queimadas, desmatamento e cultivo, diferenciando épocas culturais e cronológicas.

Na área de Palinologia Aplicada referente à atualidade, conhecimentos de morfologia polínica são aplicados em **Melissopalinologia** que diz respeito a pesquisas sobre abelhas, mel, pólen apícola e própolis. São também usados na área médica, tratando-se de alergias causadas em humanos pelo pólen transportado pelo vento, as polinoses, ou seja, na **Aeropalinologia**.

De grande importância econômica são os conhecimentos adquiridos na **Paleopalinologia**. A qualidade de carvão está relacionada às plantas que o originaram, as quais podem ser reconhecidas através de seus esporos que inclusive caracterizam a época de sua formação. As associações polínicas e palinológicas de tempos passados caracterizam também o petróleo, de modo que a Palinologia é instrumento indispensável em pesquisas no setor petrolífero.

Diversas outras ciências fazem uso dos conhecimentos de morfologia polínica dentro de seus questionamentos. Pelo acima exposto conclui-se que a Palinologia, como ciência aplicada, ocupa uma posição preponderantemente interdisciplinar.

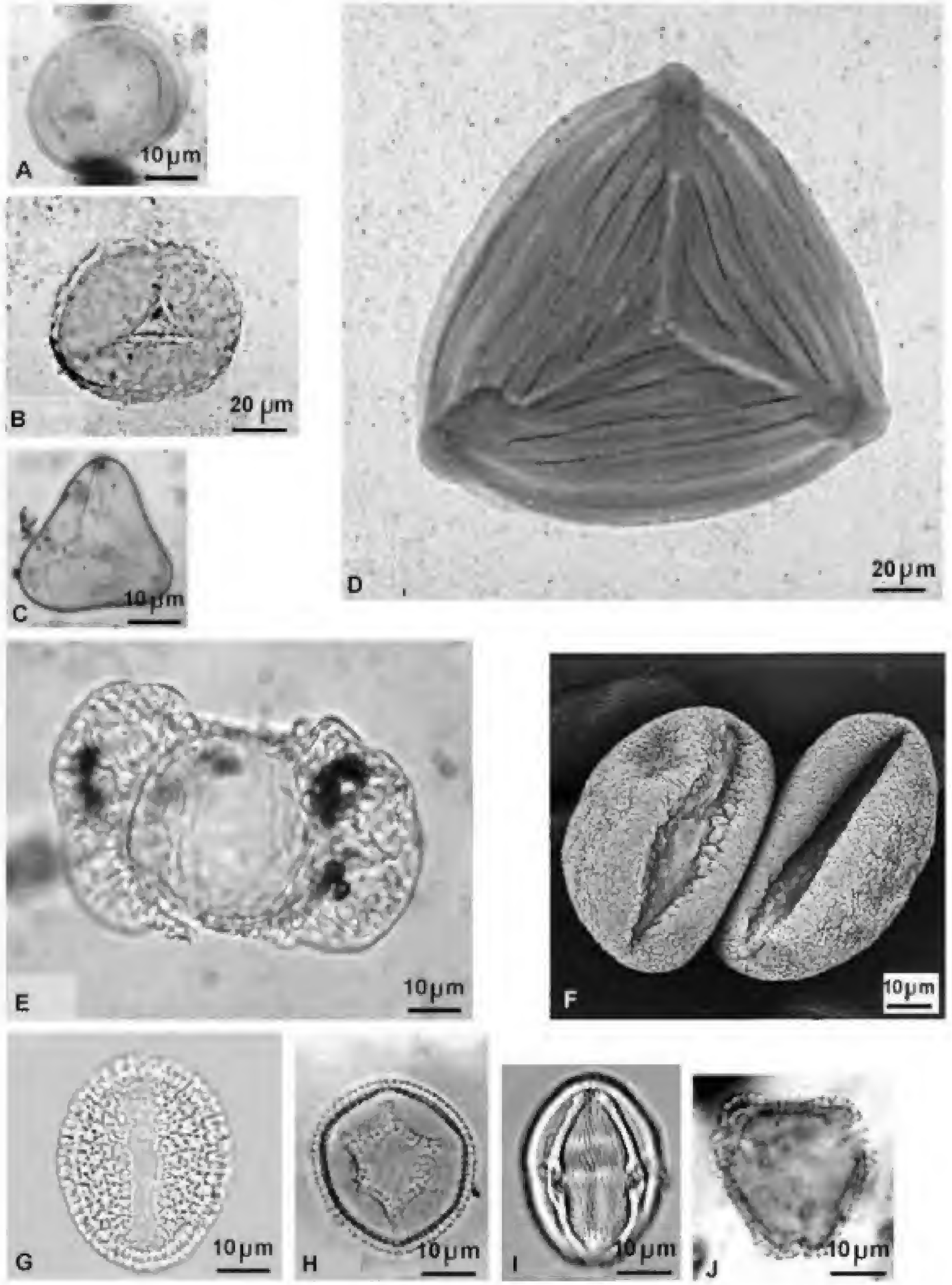

A
10 µm
B
20 µm
C
10 µm
D
20 µm
E
10 µm
F
10 µm
G
10 µm
H
10 µm
I
10 µm
J
10 µm

Figura 9.14 (A-B) esporos de Bryophyta. (A) esporo monolete. (B) esporo trilete. (C-D) esporos de Pteridophyta. (C) esporo trilete de *Cyathea*. (D) esporo trilete de *Anemia*. (E-J) grãos de pólen. (E) Gymnosperma, *Podocarpus lamberti*. (F-G) Angiosperma, Monocotyledonea. (F) Pontederiaceae, *Eichornia*. (G) Bromeliaceae, *Tillandsia usneoides*. (H-J) Angiosperma, Dicotyledonea. (H) Chloranthaceae, *Hedyosmum*. (I) Anacardiaceae, *Lithrea*. (J) Araliaceae, *Didymopanax*.

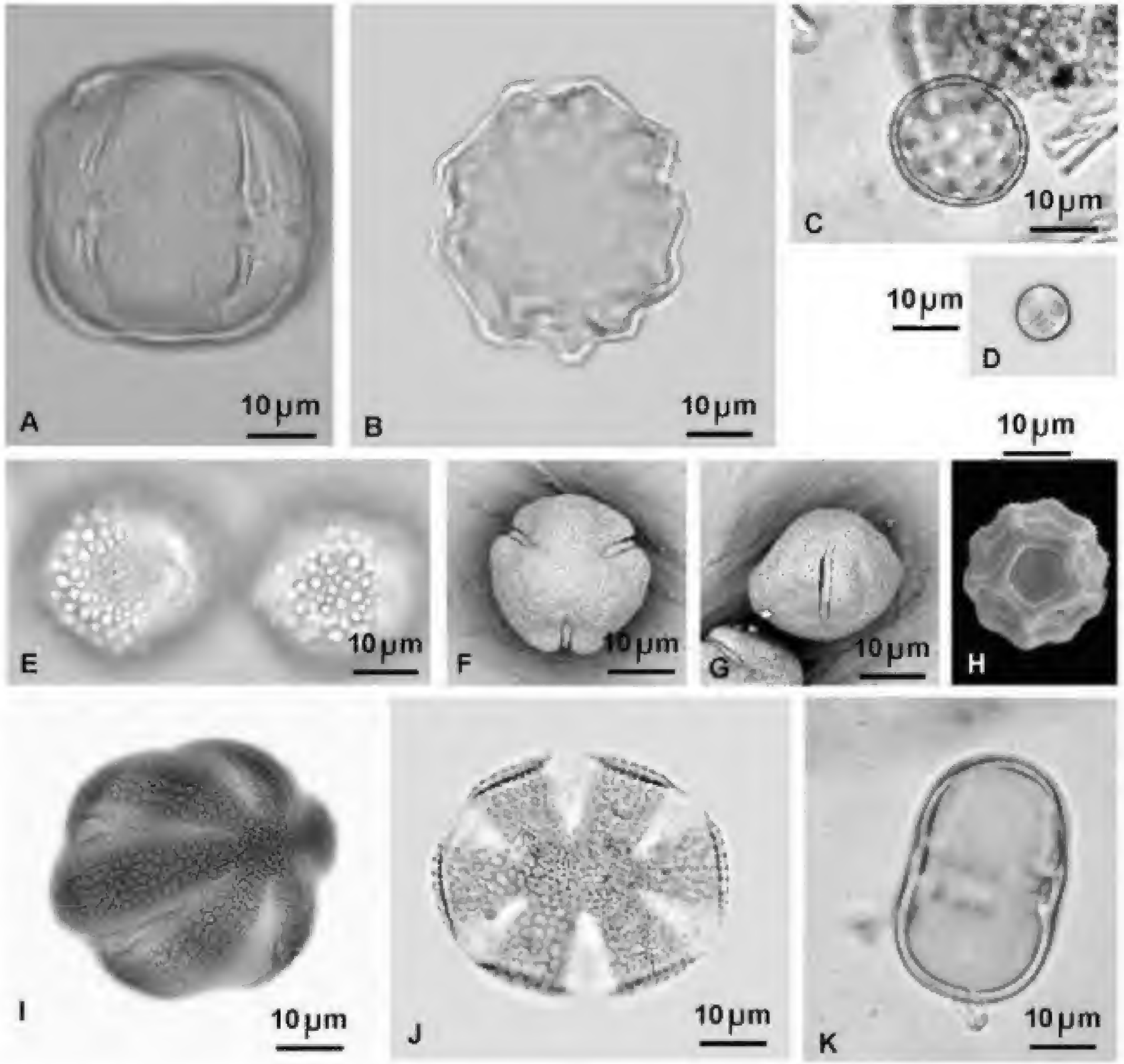

A
10 µm
B
10 µm
C
10 µm
10 µm
D
10 µm
E
10 µm
F
10 µm
G
10 µm
H
I
10 µm
J
10 µm
K
10 µm

Figura 9.15 (A-K) grãos de pólen de Angiosperma, Dicotyledonea. (A-B) Apocynaceae, *Aspidosperma australe*. (C) Chenopodiaceae, *Chenopodium*. (D) Mimosaceae, *Mimosa scabrella*. (E) Aquifoliaceae, *Ilex*. (F-G) Euphorbiaceae, *Alchornea fluminensis*. (H) Amaranthaceae, *Alternanthera philoxeroides*. (I-J) Lamiaceae, *Hyptis*. (K) Burseraceae, *Protium*.

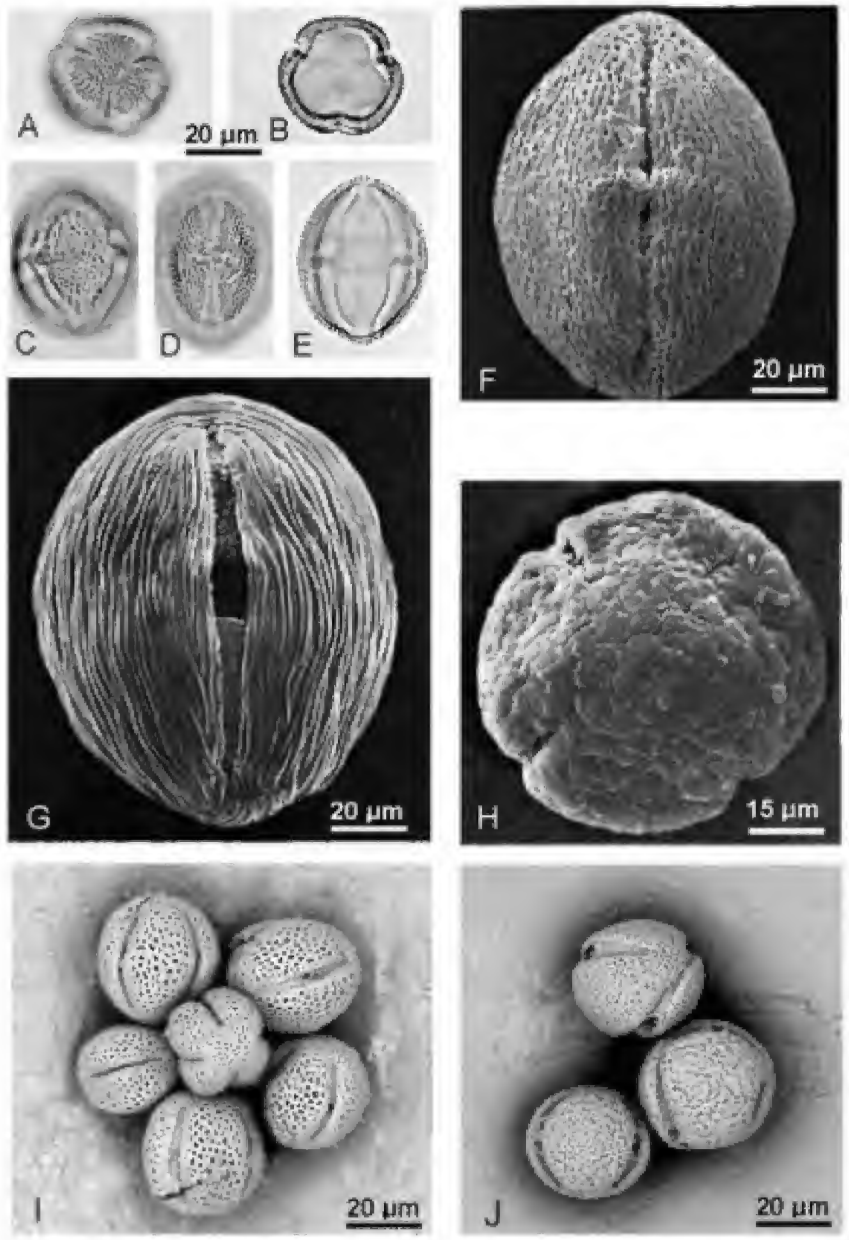


Figura 9.16 (A-J) grãos de pólen. (A-F) Anacardiaceae, *Schinus molle* (Barros *et alii*, 1999). (G) Anacardiaceae, *Tapirira guianensis* (Barros *et alii*, 1999). (H) Meliaceae, *Cabralea canjerana* (Barth *et alii*, 1998). (I) Rutaceae, *Citrus aurantium*, (J) *Coffea arabica*.

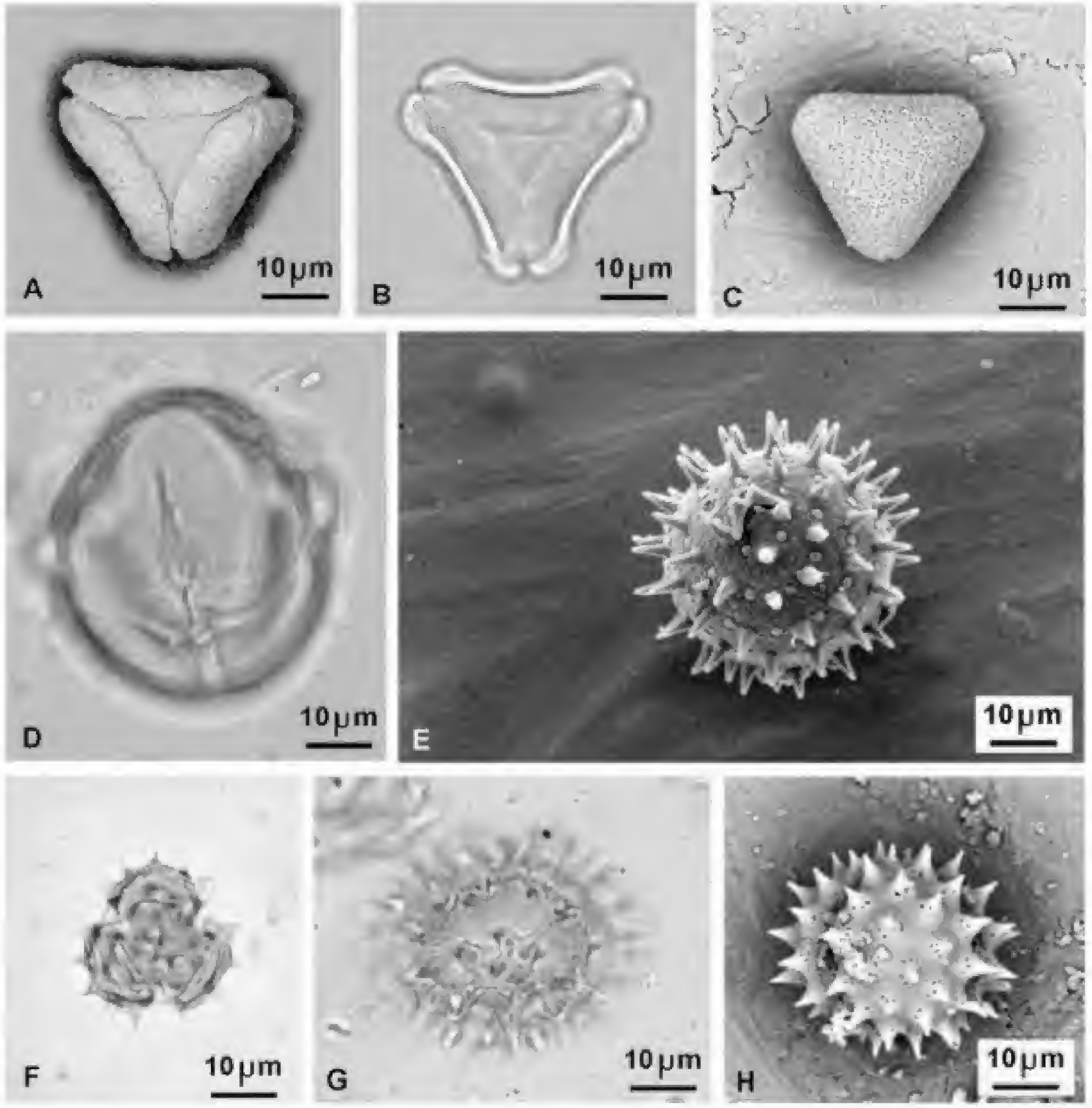


Figura 9.17 (A-H) Grãos de pólen. (A-B) Myrtaceae, *Eucalyptus*. (C) Sapindaceae, *Allophylus*. (D) Solanaceae. (E) Malvaceae, *Malachra radiata*. (F) Asteraceae, *Eupatorium*. (G-H) Asteraceae, *Vernonia*.

Referências

BARROS, M. A.; BARTH, O. M. & COSTA, K. M. R. 1999. *Catálogo Sistemático do Pólen das Plantas Arbóreas do Brasil Meridional*. XXXII: Anacardiaceae. Leandra, Rio de Janeiro, *14*: 17-24.

BARTH, O. M. 1962. Catálogo sistemático dos polens das plantas arbóreas do Brasil Meridional – Parte Complementar: Coniferales. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, *60*: 199-208.

BARTH, O. M. 1963. Catálogo sistemático dos polens das plantas arbóreas do Brasil Meridional – III. Theaceae, Marcgraviaceae, Ochnaceae, Guttiferae e Quiinaceae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, *61*: 89-110.

BARTH, O. M. 1964. Catálogo sistemático dos polens das plantas arbóreas do Brasil Meridional – V. Leguminosae: Papilionatae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, *62*: 95-123.

BARTH, O. M. 1965. Glossário palinológico. Parte complementar ao "Catálogo sistemático dos polens". *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 63*: 133-161.

BARTH, O. M. 1976. Catálogo sistemático dos polens das plantas arbóreas do Brasil Meridional – XXIII. Moraceae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 74*: 295-309.

BARTH, O. M. 1989. *O Pólen no Mel Brasileiro*. Gráfica Luxor, Rio de Janeiro, 151 p.

BARTH, O. M.; BARBOSA, H. S. & CORTE-REAL, S. 1976. Morfologia do pólen anemófilo e alergizante no Brasil III. Oleaceae, Plantaginaceae e Compositae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 74*: 311-321.

BARTH, O. M; JUSTO, R. L. & BARROS, M. A. 1998. Catálogo Sistemático do Pólen das Plantas Arbóreas do Brasil Meridional. XXX: Meliaceae. *Revista Brasileira de Biologia, 58*: 497-509.

BARTH, O. M.; MACIEIRA, E. G. & CORTE-REAL, S. 1975. Morfologia do pólen anemófilo e alergizante no Brasil. I. Casuarinaceae, Salicaceae, Moraceae, Ulmaceae e Urticaceae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 73*: 141-152.

BARTH, O. M. & MELHEM, T. S. 1988. *Glossário Ilustrado de Palinologia*. Editora da UNICAMP, Campinas, 75 p.

BARTH, O. M. & YONESHIGUE, Y. 1966. Catálogo sistemático dos polens das pantas arbóreas do Brasil Meridional – VIII. Leguminosae: Mimosoideae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 64*: 79-111.

ERDTMAN, G. 1943. *An Introduction to Pollen Analysis*. Chronica Botanica Co., Waltham, Massachusetts, 239 p.

ERDTMAN, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 553 p.

ERDTMAN, G. 1957. *Pollen and Sore Morphology – Plant Taxonomy. II. Gymnospermae, Pteridophyta and Bryophyta (Illustrations)*. Almvist& Wiksell, Stockholm, 151 p.

FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1950. *Textbook of Modern Pollen Analysis*. Munksgaard, Copenhagen, 160 p.

HESSE, M.; HALBRITTER, H.; ZETTER, R.; WEBER, M.; BUCHNER, R.; FROSCH-RADIVO, A. & ULRICH, S. 2009. *Pollen Terminology: An illustrated handbook*. Springer-Verlag, Wien, 261 p.

HYDE, H. A. & ADAMS, K. F. 1958. *An Atlas of Airborne Pollen Grains*. MacMillan & Co. Ltd., London, 112 p.

MOORE, P. D.; WEBB, J. A & COLLINSON, M. E. 1991. *Pollen Analysis*. 2ª edição. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 216 p.

PUNT, W.; BLACKMORE, S.; NILSSON, S. & LE THOMAS, A. 1994. *Glossary of Pollen and Spore Terminology*. LLP Foundation, Contribution Series nº 1, Utrecht, 71 p.

SALGADO-LABOURIAU, M. L. & BARTH, O. M. 1962. Pollen grains of plants of the "Cerrado" II. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 34*: 89-100.

THANIKAIMONI, K. *et alii*, 1972-1999. *Index Bibliographique sur la Morphologie des Pollens d'Angiospermes*, vols. 1-8. Institut Français de Pondichéry, Pondichery.

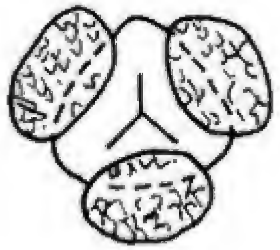
VELOSO, H. P. & BARTH, O. M. 1962. Catálogo sistemático dos polens das plantas arbóreas do Brasil Meridional – I. Magnoliaceae, Annonaceae, Lauraceae e Myristicaceae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 60*: 59-93.

WODEHOUSE, R. P. 1935. *Pollen Grains*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York, 574 p.

10

Paleopalinologia

Norma Maria da Costa Cruz



A Paleopalinologia refere-se ao estudo dos organismos fósseis encontrados nos resíduos insolúveis resultantes de tratamentos físicos e químicos às rochas sedimentares, tais como os polens, esporos, acritarcos e quitinozoários.

Os palinomorfos que são os elementos constituintes desse resíduo são formados por moléculas orgânicas mais resistentes, usualmente esporopolenina, quitina ou pseudoquitina. Apresentam dimensões variáveis entre 5 e 500 µm, são encontrados em sedimentos do Proterozoico ao Recente e sua distribuição estratigráfica varia de acordo com o grupo a que pertencem.

Vários autores deram ao termo uma abrangência maior, englobando outros grupos como os quitinozoários, acritarcos, algas, dinoflagelados e foraminíferos planctônicos.

Morfologia

O primeiro passo para um estudo adequado dos polens e esporos fósseis é sua análise morfológica (figura 10.1).

Os principais tipos morfológicos em vista polar são os circulares, triangulares ou elipsoidais (Kremp, 1968; Grebe, 1969, 1971); porém, formas intermediárias podem ocorrer em função inclusive do processo de fossilização (figura 10.2).

Os termos gerais usados na descrição dos polens e esporos e citados em Barth & Melhem (1988) e Punt *et alii* (1994) são indicados na figura 10.3:

- eixo polar: eixo de simetria principal do esporo;
- eixo equatorial: eixo no plano equatorial que intercepta o eixo polar;
- polo proximal: polo dotado da marca trilete ou monolete;
- polo distal: oposto ao polo proximal;
- monolete: esporo com uma lesão simples (área de contacto) na face proximal. Ex.: *Laevigatosporites*;
- trilete: esporo com uma lesão trífide (área de contato) na face proximal. Ex.: *Lycopodium;*
- alete: termo empregado para os esporos desprovidos de marcas de contato (lisos). Ex.: esporos de musgos;
- sulco: área alongada invaginada da superfície de um grão de pólen ou esporo com função de abertura; termo comumente usado pelos paleopalinólogos para plantas não angiospermas;

- colpo: abertura alongada, cuja razão comprimento/largura é igual ou maior do que 2:1, sendo formada pela falta de sexina (camada mais externa da exina) nos grãos de pólen; termo usado comumente pelos neopalinólogos para angiospermas;
- poro: abertura com os diâmetros mais ou menos iguais, onde a relação entre dois diâmetros perpendiculares é menor que 2:1;
- colporado: grão de pólen com colpos providos de endoaberturas imprecisas;
- saco: vesícula cheia de ar (sexina) desprendida de nexina.

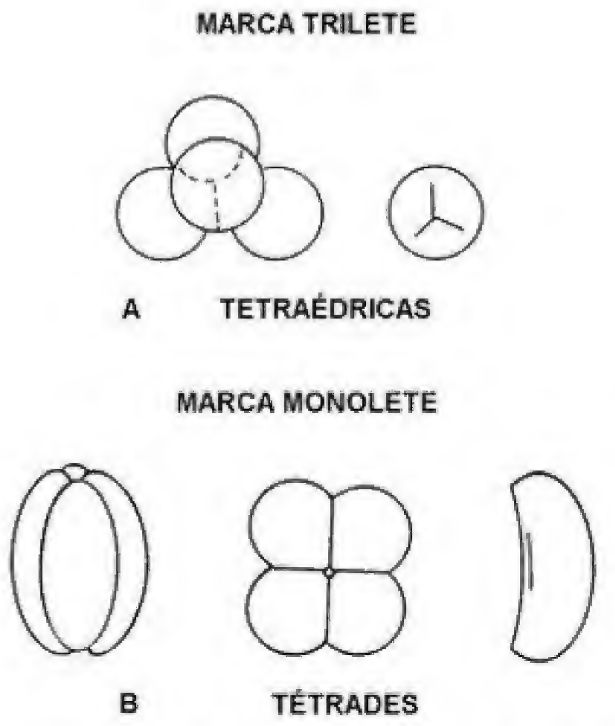


Figura 10.1 (A) Formação das tétrades e consequente marca trilete em esporos. (B) Formação de tétrades e consequente marca monolete em esporos.

Caracteres Estruturais

O termo esporoderma é usado para denominar a parede de um esporo ou pólen (figura 10.4A).

Os estudos referentes ao esporoderma foram baseados em paredes de polens de gimnospermas e angiospermas recentes, porém a mesma terminologia é empregada de forma simplificada para os esporos (Erdtman, 1965, 1966 e 1972).

O esporoderma é constituído fundamentalmente de duas camadas distintas: uma interna de natureza celulósica denominada **intina** e uma externa, a **exina**, composta de esporopolenina. A exina, por sua vez, é formada pela **nexina** (camada interna não esculturada) e a **sexina** (camada externa geralmente esculturada). A sexina é composta pelo **teto** que representa a camada mais externa da exina e pela **columela** que representa a estrutura de sustentação da sexina.

O espessamento da exina na região equatorial forma uma espécie de anel ou cíngulo. São os esporos denominados cingulados (figura 10.4B).

A presença de uma cavidade devido à separação de duas camadas da exina forma os polens denominados cavados. Entre estes, temos os polens sacados, quando a separação entre as duas camadas da exina permite a formação de expansões semelhantes a sacos aeríferos. Podem ser monossacados, dissacados e polissacados se formarem respectivamente uma, duas ou mais expansões aeríferas (figura 10.4C, D e E).

Caracteres Esculturais

Os principais tipos esculturais aplicáveis tanto aos esporos como para os grãos de polens são exemplificados na figura 10.5, em que:

- Psilado: liso, sem ornamentação.
- Clavado: provido de clavas (elemento cuja extremidade superior é mais larga que a base).
- Reticulado: provido de um retículo (muros que circundam espaços maiores que 1 µm).
- Escabrado: provido de escabras (grânulo da ornamentação da exina, formado por sexina, com menos de 1 µm de altura).
- Espinhoso: provido de espinhos (elemento de ornamentação da exina, formado por sexina, cuja altura é igual ou maior que 1 µm).
- Enrugado: dotado de rugas com protuberâncias variadas.
- Verrugoso: provido de verrugas (elemento de ornamentação da exina, não pontiagudo, não constricto na parte basal e cujo diâmetro na base é geralmente maior do que qualquer outro diâmetro transversal).

- Rugulado: provido de rúgulas (elemento de ornamentação saliente sendo pelo menos duas vezes mais alto que largo, com forma e distribuição irregular pela superfície do grão de pólen).
- Foveolado: provido de fovéolas (depressões no teto com mais de 1 mm de diâmetro, guardando entre si uma distância maior do que 1 µm, tanto em grãos de pólen tectados quanto em semitectados).
- Gemado: provido de gemas (elemento de ornamentação arredondado, mais ou menos constricto na base, tendo o diâmetro basal igual ou maior que a altura).
- Estriado: provido de estrias (depressões estreitas, mais ou menos paralelas – comprimento ao menos igual a duas vezes a largura), separadas por arestas ou cristas.
- Fossulado: dotado de um retículo negativo.
- Baculado: provido de báculos (elementos isolados da ornamentação da exina, cujo formato é de lados e ápices arredondados).

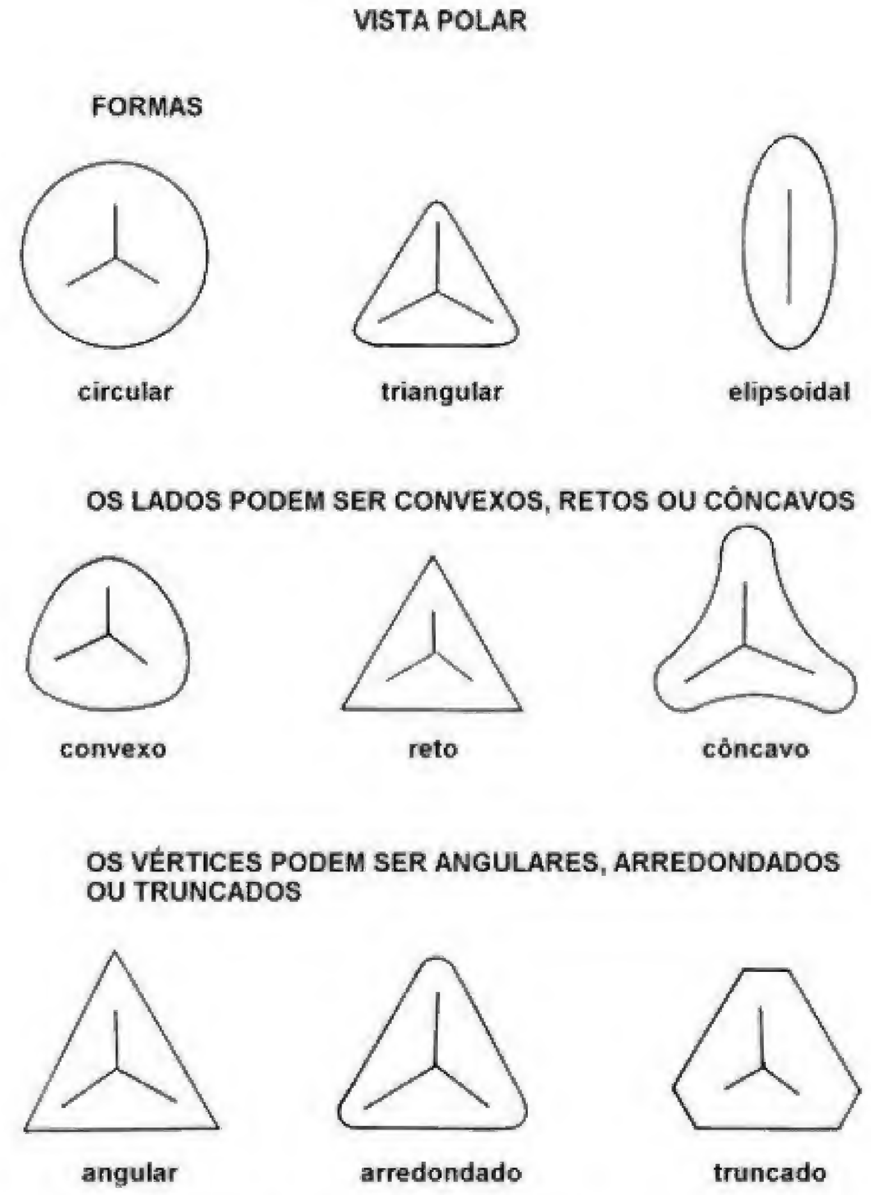

VISTA POLAR
FORMAS
circular
triangular
elipsoidal
OS LADOS PODEM SER CONVEXOS, RETOS OU CÔNCAVOS
convexo
reto
côncavo
OS VÉRTICES PODEM SER ANGULARES, ARREDONDADOS OU TRUNCADOS
angular
arredondado
truncado

Figura 10.2 Principais tipos morfológicos de polens e esporos em vista polar.

- Cicatricosado: provido de cristas mais ou menos paralelas que são mais estreitas que os espaços que os separam.
- Canaliculado-Fossulado: dotado de cavidades ou canais mais ou menos paralelos entre si, de diâmetro menor que os espaços entre eles.

Tipos de Aberturas

Este aspecto morfológico é uma característica exclusiva dos polens.

As aberturas são zonas mais delgadas da exina por onde emerge o tubo polínico durante a fecundação.

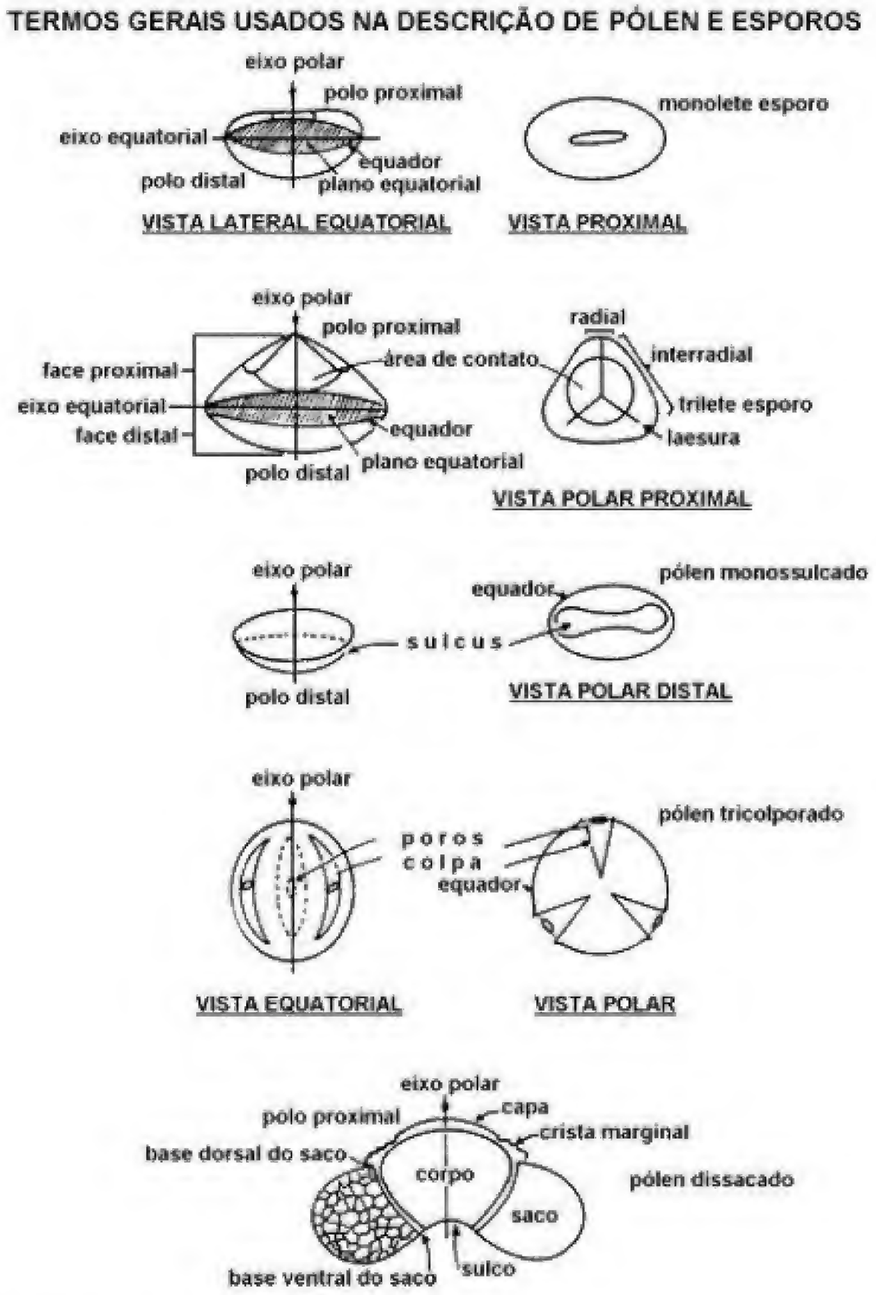

TERMOS GERAIS USADOS NA DESCRIÇÃO DE PÓLEN E ESPOROS
eixo polar
polo proximal
eixo equatorial
equador
polo distal
plano equatorial
monolete esporo
VISTA LATERAL EQUATORIAL
VISTA PROXIMAL
eixo polar
polo proximal
radial
área de contato
interradial
face proximal
eixo equatorial
face distal
equador
trilete esporo
laesura
polo distal
plano equatorial
VISTA POLAR PROXIMAL
eixo polar
equador
pólen monossulcado
sulcus
polo distal
VISTA POLAR DISTAL
eixo polar
pólen tricolporado
poros
colpa
equador
VISTA EQUATORIAL
VISTA POLAR
eixo polar
polo proximal
capa
crista marginal
base dorsal do saco
corpo
pólen dissacado
saco
base ventral do saco
sulco

Figura 10.3 Termos gerais usados na descrição de polens e esporos.

Conforme a classificação de Erdtman (1966), denomina-se **colpo** e **colpos** às aberturas em que a relação comprimento/largura é maior que 2:1; poro, poros àquelas mais ou menos circulares e com distribuição equatorial; e **forâmen** (plural **foramens**), àquelas aproximadamente circulares com distribuição global.

As aberturas são um caráter constante ao nível da espécie, gênero, às vezes de família ou ordem. A posição, o tipo e o número de aberturas constituem as bases das classificações morfológicas.

Assim, na figura 10.6 temos os principais tipos de aberturas e a terminologia adotada:

- Atremado: sem tremas ou aberturas.
- Monocolpado: com um único colpo.
- Zonocolpado: com colpos, geralmente meridionais, em posição equatorial.
- Tricotomonocolpado: com um (ou excepcionalmente dois) colpo trifurcado.
- Monoporado: com uma única abertura.
- Sincolpado: com colpos anastomosados nos póolos.
- Dicolpado: provido de dois colpos.
- Tricolpado: provido de três colpos (vista polar e vista equatorial).
- Tetracolpado: provido de quatro colpos.
- Pantocolpado: apresenta os colpos distribuídos mais ou menos uniformemente por toda a superfície.
- Tricolporado: provido de três colpos em três endoaberturas (vistas polar e equatorial).
- Zonocolporado: com colpos e poros, geralmente meridionais, em posição equatorial.
- Pantoporado: apresenta os poros distribuídos mais ou menos uniformemente por toda a superfície.
- Diporado: provido de dois poros.

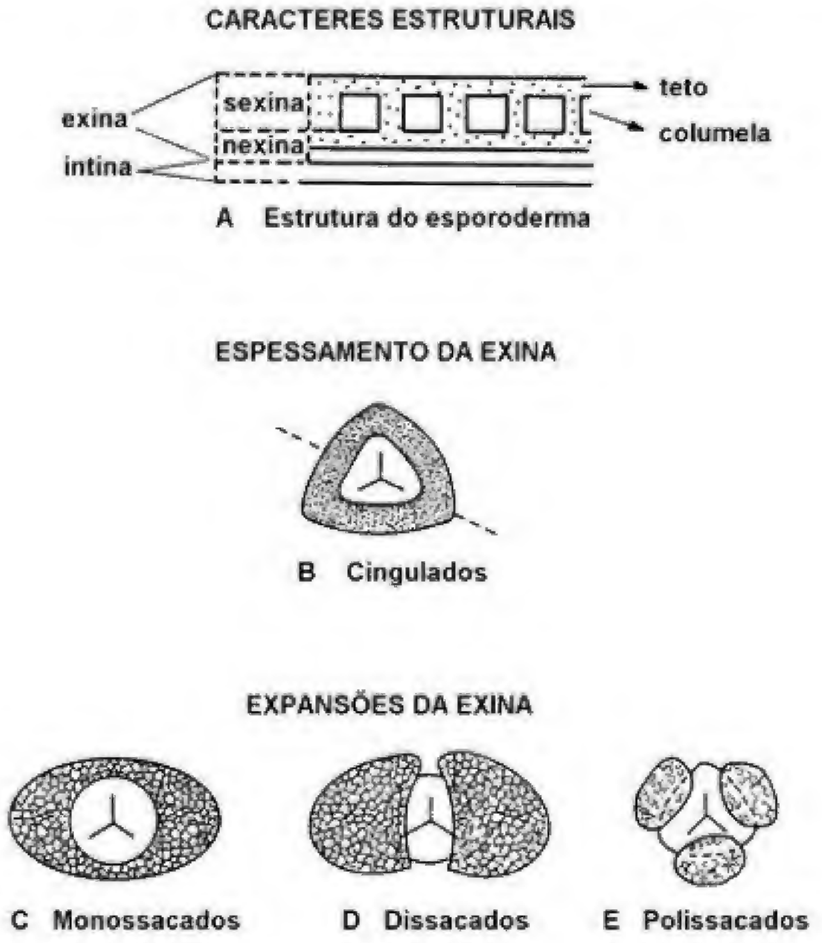

CARACTERES ESTRUTURAIS
exina
intina
sexina
nexina
teto
columela
A Estrutura do esporoderma
ESPESSAMENTO DA EXINA
B Cingulados
EXPANSÕES DA EXINA
C Monossacados
D Dissacados
E Polissacados

Figura 10.4 (A) Estrutura do esporoderma, com indicação da exina (sexina e nexina) e intina. (B) Espessamento da exina em esporo cingulado – ex.: *Endosporites*. (C) Pólen monossacado – ex.: *Vestigisporites*. (D) Pólen dissacado – ex.: *Illinites*. (E) Pólen polissacado – ex.: *Alatisporites*. (C), (D) e (E) representam expansões da exina.

- Triporado: provido de três poros.
- Zonoporado: provido de poros, geralmente meridionais, em posição equatorial (vistas polar e equatorial).
- Pantocolporado: provido de colpos e poros distribuídos uniformemente por toda a superfície.
- Sincolporado: com colpos e poros anatomosados nos polos.

Classificação

A maioria dos esporos e grãos de pólen é classificada em gêneros e espécies, baseados inteiramente na morfologia da exina. Atualmente procura-se relacionar estes morfotipos à sua classificação biológica.

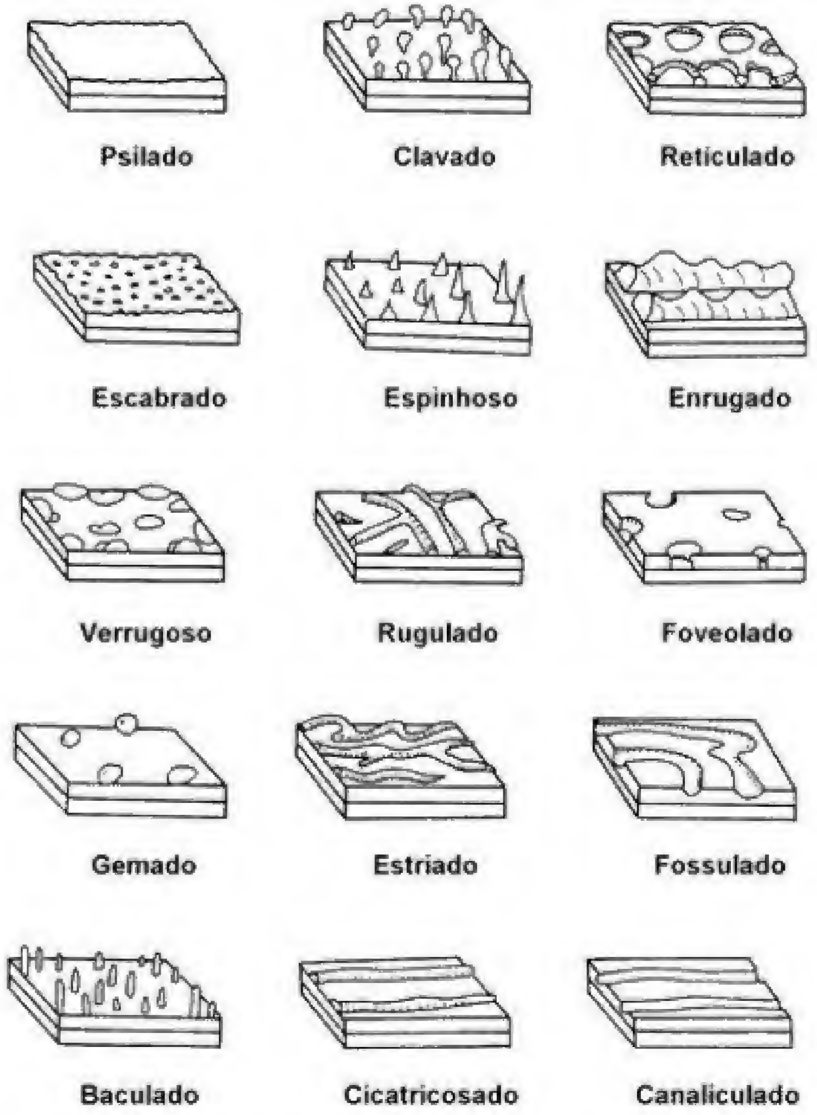

TIPOS DE ESCULTURAS DE SUPERFÍCIE DOS POLENS E ESPOROS
Psilado
Clavado
Reticulado
Escabrado
Espinhoso
Enrugado
Verrugoso
Rugulado
Foveolado
Gemado
Estriado
Fossulado
Baculado
Cicatricosado
Canaliculado

Figura 10.5 Tipos de esculturas de superfície dos polens e esporos.

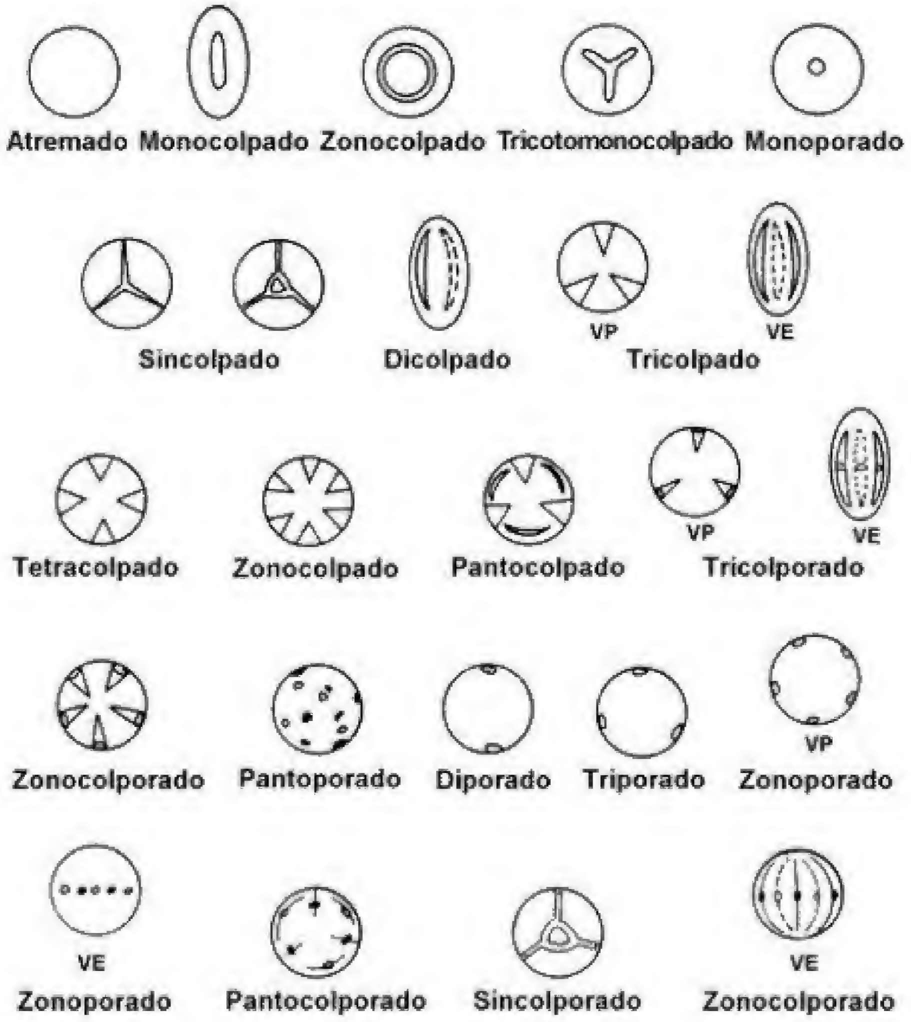

PRINCIPAIS TIPOS DE GRÃOS DE PÓLEN
VP - VISTA POLAR; VE - VISTA EQUATORIAL
Atremado
Monocolpado
Zonocolpado
Tricotomonocolpado
Monoporado
Sincolpado
Dicolpado
VP
VE
Tricolpado
Tetracolpado
Zonocolpado
Pantocolpado
VP
VE
Tricolporado
Zonocolporado
Pantoporado
Diporado
Triporado
VP
Zonoporado
VE
Zonoporado
Pantocolporado
Sincolporado
VE
Zonocolporado

Figura 10.6 Principais tipos de grãos de pólen. VP = Vista Polar; VE = Vista Equatorial.

Muitos esporos dispersos do pré-Quaternário não possuem afinidades botânicas conhecidas. Nas floras paleozoicas e mesozoicas o problema é solucionado usando gênero, forma e espécie, os quais segundo o Código de Nomenclatura Botânica (ICBN), não podem ser classificados nos usuais *taxa* supragenéricos. Os *taxa* **forma** são agrupados em categorias baseadas na palavra **turma.** Os esporos são incluídos na anteturma *Sporites* e os polens na anteturma *Pollenites* (Potonié & Kremp, 1955, 1956; Sommer, 1959a, b). Abaixo de turma, usa-se subturma, infraturma e assim por diante, baseado em rígido critério morfológico.

Os esporos e polens fósseis são geralmente descritos e classificados com base na sua estrutura da exina, aberturas, forma e simetria, ornamentação e dimensões.

Os esporos formados por bactérias, fungos, algas e protistas são raramente preservados, ao passo que os das plantas vasculares são muito comuns (figura 10.7).

A nosso ver, merece atenção uma tentativa de filiação dos grãos de pólen e esporos aos grupos vegetais que lhes deram origem.

Entre as diversas classificações taxonômicas das plantas, seguimos a de Modesto & Siqueira (1981), na qual os vegetais são classificados, segundo seu grau de complexidade, em Tallophyta, Bryophyta e Tracheophyta.

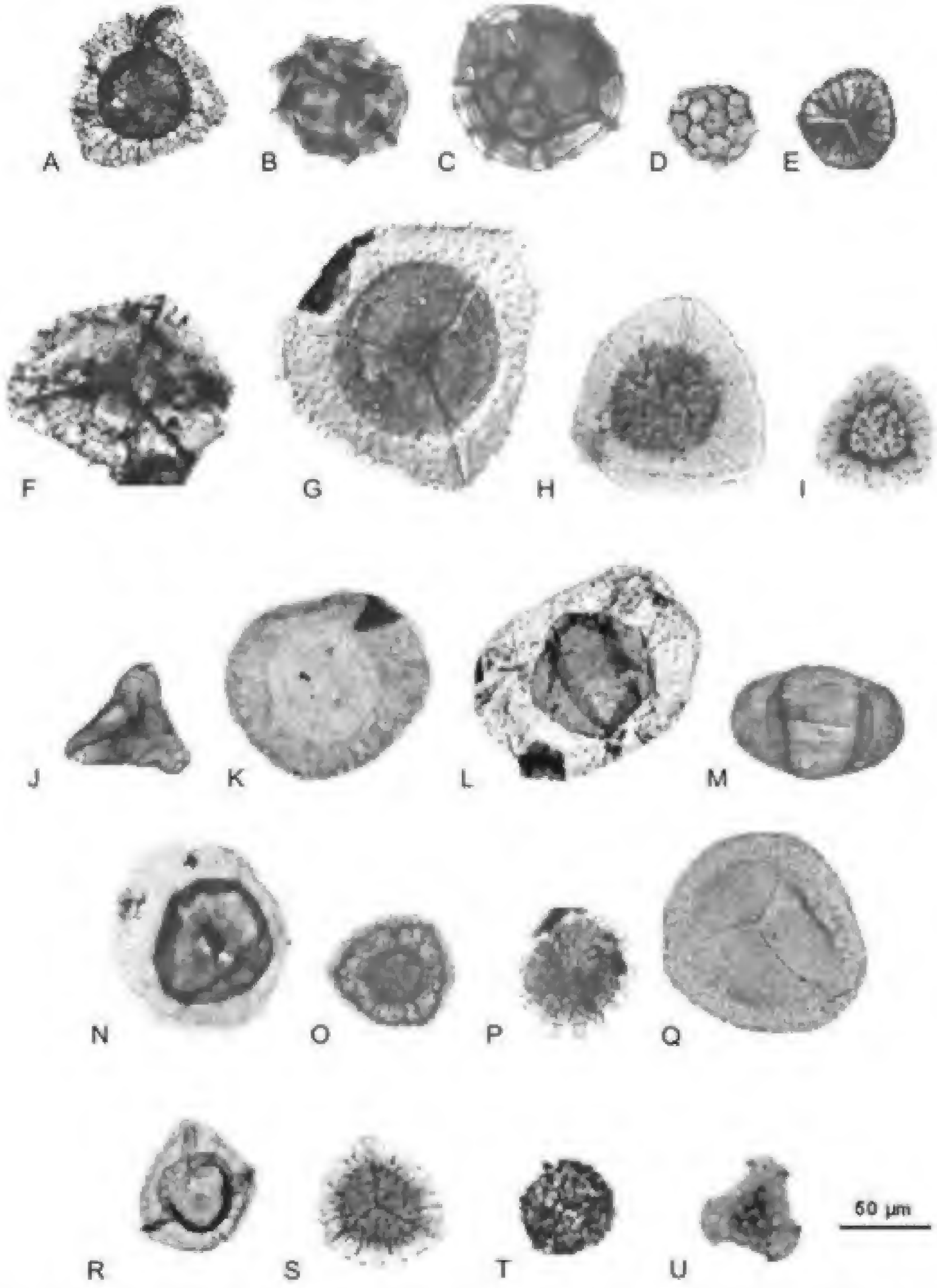


Figura 10.7 Miósporos do Devoniano–Carbonífero das bacias paleozoicas brasileiras. (A) *Auroraspora pseudocrista*. (B) *Convolutispora major*. (C) *Cordylosporites magnidictyus*. (D) *Dictyotriletes emsiensis*. (E) *Emphanisporites rotatus*. (F) *Grandispora megaformis*. (G) *Grandispora libyensis*. (H) *Grandispora macrotuberculata*. (I) *Indotriradites mitratus*. (J) *Leiotrilestes struniensis*. (K) *Cannaroropollis janakii*. (L) *Potonieisporites magnus*. (M) *Protohaploxypinus latissimus*. (N) *Plicatipollenites malabarensis*. (O) *Radiizonates arcuatus*. (P) *Raistrickia strumosa*. (Q) *Spelaeotriletes triangulus*. (R) *Teicheitospora torquata*. (S) *Vallatisporites hystricosus*. (T) *Verrucosisporites bulliferus*. (U) *Waltzispora lanzonii* (fotografias de José Henrique Gonçalves de Melo – Petrobras/Cenpes. Melo, 2002).

A. Tallophyta

Reúnem plantas cujo corpo é constituído por um talo e que, na maioria, apresentam estruturas reprodutivas unicelulares.

B. Bryophyta

São plantas avasculares, nas quais os esporófitos mais simples são encontrados nas hepáticas e os mais complexos, entre os musgos.

C. Tracheophyta

Constituem um grupo de vegetal com estrutura complexa, apresentando um sistema condutor representado por vasos lenhosos e liberianos.

Brasier (1980) sugere para os polens e esporos das plantas vasculares (traqueófitas), uma classificação supragenérica esboçada na classificação de Fuller & Tippo (1949). Representam o material esporopolínico mais comum de ser encontrado nos sedimentos.

Apresenta quatro subdivisões:

- Psilopsida.
- Lycopsida.
- Sphenopsida.
- Pteropsida.

Subdivisão Psilopsida

(Siluriano superior–Recente)

Constituem pequenas plantas sem folhas que contêm esporângios presos diretamente ao caule. Homosporadas, com esporos triletes ou monoletes.

Subdivisão Lycopsida

(Siluriano superior–Recente)

Apresentam grande variação de tamanho indo do grande *Lepidodendron* do Carbonífero que alcançava 30 metros de altura aos pequenos musgos *Selaginella* e *Lycopodium*, atuais.

Os esporos de Lycopsida são normalmente triletes (raramente monoletes) frequentemente heterosporado. Ex.: *Lycospora*, *Triletes*, *Densospolites*.

> No Brasil os gêneros *Lycospora* e *Triletes* foram assinalados nas camadas de carvão da jazida carbonífera de Charqueadas, no Rio Grande do Sul, Permiano Inferior (Trindade, 1959; Burjack, 1978).

Subdivisão Sphenopsida

(Devoniano Inferior–Recente)

Reúnem plantas principalmente herbáceas, embora o gênero *Calamites* do Carbonífero atingisse no mínimo 10 metros de altura. Seus caules são dotados de nós e entrenós. Os esporângios ocorrem nas extremidades dos caules ou ramos e podem ser homosporados ou heterosporados. Ex.: esporos: *Elaterites*, *Calamospora* e *Laevigatosporites*.

> No Brasil, os gêneros *Calamospora* e *Laevigatosporites* ocorrem em sedimentos do Devoniano, Carbonífero e Permiano das bacias do Amazonas e Parnaíba (Daemon, 1974a; Daemon & Contreiras, 1971).

Subdivisão Pteropsida

(Devoniano Médio–Recente)

As pteropsidas compreendem os fetos e todas as plantas que produzem sementes. Incluem as classes Filicineae, Gymnospermae e Angiospermae.

Classe Filicineae

(Devoniano Médio–Recente)

Constituem os mais primitivos pteropsidas possuindo um gametófito independente em seu ciclo de vida. Os fetos terrestres são homosporados com esporos triletes ou monoletes usualmente de 15 a 90 µm de diâmetro e de ornamentação variada. Ex.: *Deltoidospora*, *Ancyrospora*, *Emphanisporites*.

O gênero *Emphanisporites* é encontrado no Devoniano da Bacia do Paraná em sedimentos dos membros Tibagi e Jaguariaíva da Formação Ponta Grossa. O gênero *Ancyrospora* ocorre no Membro São Domingos – Formação Ponta Grossa (Daemon *et alii*, 1967; Daemon & Quadros, 1970) e na Formação Curuá da Bacia do Amazonas (Daemon, 1976).

Classe Gymnospermae

(Carbonífero–Recente)

Esta classe inclui fetos com sementes, coníferas e cicadáceas. Nesta, o gametófito feminino não é livre, mas contido no óvulo. Os grãos de pólen dispersos do microsporângio são normalmente monossulcado e bilateral. A fertilização resulta numa semente nua, não envolvida num fruto.

Várias ordens são incluídas nesta classe:

Ordem Pteridospermales

(Carbonífero–Cretáceo)

Constitui uma ordem fóssil conhecida do Carbonífero ao Cretáceo. Embora suas folhagens sejam semelhantes aos fetos, o seu ciclo reprodutivo é igual aos de outras gimnospermas. Os grãos de pólen possuem morfologia variada. Usualmente são triletes ou monoletes. Ex.: *Whittleseya*.

Ordens Bennettitales e Cycadales (Cicadáceas)

(Triásico–Recente)

Provavelmente surgiram dos fetos no Triássico e desenvolveram-se através do Mesozoico, mantendo um único remanescente atual entre as Cycadales. Ambas as ordens eram árvores semelhantes às palmeiras. O pólen é tipicamente monossulcado. Ex.: *Cycadopites*.

O gênero *Cycadopites* encontra-se em sedimentos da Bacia do Bonfim, Terciário do Estado de São Paulo (Lima & Dino, 1984).

Ordem Corduitales

(Devoniano–Triássico)

Representam uma ordem fóssil, semelhante às palmeiras que tiveram seu ápice no Carbonífero, embora tenham ocorrido do Devoniano ao Triássico. Ex.: grão de pólen do gênero *Florinites*.

Entre as cordaitales o gênero *Florinites* é assinalado em sedimentos permianos da Bacia do Paraná (Lima & Sundaram, 1982).

Ordem Ginkgoales

(Permiano–Recente)

Foram importantes membros da flora mesozoica. Suas folhas são espatuladas ou em forma de leque e seus grãos de pólen são semelhantes às das cicadáceas. A árvore *Ginkgo* (Jurássico ao Recente), por exemplo, produz grãos monossulcados do tipo *Cycadopites*.

O gênero *Cycadopites* é conhecido nas associações polínicas cretáceas do Brasil (Lima, 1978).

Ordem Coniferales

(Permiano–Recente)

Foram mais importantes nas floras triássicas e jurássicas que nas atuais. Frequentemente seus grãos de pólen são dissacados, monossulcados e lisos. Ex.: gêneros *Pityosporites*, *Araucariacites*, *Classopollis* e *Taeniaesporites*.

O gênero *Podocarpidites* ocorre nos sedimentos terciários das bacias de Resende no Estado do Rio de Janeiro e Taubaté no Estado de São Paulo (Lima & Amador, 1985; Lima *et alii*, 1985).

O gênero *Classopollis* ocorre abundantemente nas associações polínicas do Cretáceo e o gênero *Araucariacites* é comum no limite Albo-Aptiano do Brasil (Lima, 1981).

Classe Angiospermae

(Cretáceo–Recente)

As plantas com flores são conhecidas com certeza a partir do Eocretáceo e dominaram a partir daí. As flores são geralmente delicadas e suas estruturas têm vida curta e são raras como fósseis, daí a dificuldade de relacionar os grãos de pólen com suas plantas geradoras. Os polens das angiospermas são tipicamente tectados com aberturas distais ou equatoriais.

Os polens com aberturas distais apresentam grãos do tipo monossulcado, bilateral (alongado). Ex.: *Palmaepollenites*, *Monoporites*, *Clavatipollenites*.

O gênero *Proxapertites* é assinalado no norte do Brasil em sedimentos do Paleoceno e Eoceno inferior (Regali *et alii*, 1974a, b) e os gêneros *Retimonocolpites* e *Spinozonocolpites* em sedimentos terciários da Bacia de Resende, Rio de Janeiro (Lima & Amador, 1985).

Os polens com aberturas equatoriais apresentam tipicamente grãos do tipo multicolpados ou multiporados. Ex.: *Betulaepollenites*, *Quercoipollenites*, *Fraxinoipollenites* e *Tricolpites*.

No Brasil, o gênero *Ulmoideipites* ocorre em sedimentos terciários da Bacia de Resende, Rio de Janeiro (Lima & Amador, 1985) e em sedimentos do Cretáceo ao Oligoceno da plataforma continental e bacias de Sergipe-Alagoas e Espírito Santo (Regali *et alii*, 1974a, b). O gênero *Proteacidites* é frequente em sedimentos terciários da Formação Tremembé, Estado de São Paulo (Lima *et alii*, 1985).

Distribuição Estratigráfica

Esporos triletes têm sido assinalados em sedimentos silurianos e devonianos evidenciando a presença de uma antiga flora terrestre (Traverse, 1988).

Durante o Siluriano e Devoniano houve um grande desenvolvimento de plantas homosporadas, cujos esporos possuem menos de 60 µm de diâmetro. No final do Devoniano, os megásporos (esporos grandes que originam um protalo feminino, nas plantas heterosporadas), provavelmente de licopsidas, apareceram e sua ornamentação tornou-se mais variada. Esporos com espinhos em forma de âncora são típicos de sedimentos lacustres e fluviais do Devoniano Médio ao Carbonífero, como, por exemplo, *Ancyrospora*. A partir do Devoniano Médio surgiram as primeiras plantas heterosporadas.

A primeira semente surgiu no Carbonífero. A flora carbonífera, bem conhecida pelos depósitos de carvão, inclui licopsidas arborescentes heterosporadas, que certamente liberaram *Triletes* e *Lycospora* no ar. As esfenopsidas (com *Calamospora* e *Laevigatosporites*), sementes de fetos (com esporos e polens dissacados) e cordaitales (com *Florinites*) foram elementos importantes da flora.

Durante o período Permiano a vegetação formada de licopsida e esfenopsida foi substituída por plantas com sementes. Polens dissacados e monossulcados de gimnospermas tornaram-se comuns.

Durante o Triássico e Jurássico, os fetos, cicadáceas e gimnospermas foram grandes produtores de esporos e polens.

Grãos de pólen monossulcados (*Clavatipollenites*) e frutos de angiospermas surgiram no Cretáceo Inferior (Barremiano) e grãos de pólen de dicotiledôneas apareceram pela primeira vez no Aptiano (*Tricolpites*).

Polens multicolpados rapidamente tornaram-se mais abundantes e as plantas com flores dominaram no Cretáceo Superior. Nesta época a flora era relativamente moderna, com florestas, embora as evidências polínicas indiquem que áreas com gramíneas só se desenvolveram no Cenozoico inferior e tornaram-se mais significantes no Cenozoico superior.

Do Mioceno ao Recente as microfloras registraram as mais marcantes mudanças na vegetação em razão de grandes flutuações geográficas e climáticas.

Aplicações

A ecologia dos esporos e polens depende naturalmente da ecologia das plantas que os produziram. Raramente as folhas, caules, sementes e esporos de uma planta são preservados juntos.

Os esporos e polens podem ser disseminados pelos ventos, águas e por insetos.

A distância do transporte pelo vento depende grandemente de suas dimensões, peso, ornamentação e condições atmosféricas. Os miósporos são encontrados frequentemente cerca de 350 a 650 m acima da superfície da Terra durante o dia, mas caem à superfície durante a noite, ou são precipitados pelas chuvas. Sob condições favoráveis os grãos de pólen têm sido observados há pelo menos 1 750 km de distância, embora 99% tendem a cair a 1 km da fonte. Muitos poucos alcançam o oceano por dispersão aérea.

Devido à sua resistência e pouco peso, os esporos e polens podem sofrer muitos ciclos de retrabalhamento e redeposição provocando, às vezes, certa confusão na datação geocronológica dos sedimentos. As formas retrabalhadas são identificadas por diferenças no estado de preservação como cor, corrosão e fraturamento.

Os esporos e polens são de grande valor estratigráfico para a datação de sedimentos continentais, lacustres, fluviais e deltaicos, além de auxiliar na correlação de estratos marinhos e continentais.

Vários trabalhos têm sido publicados demonstrando a sua importância na correlação de sedimentos de todo o Fanerozoico (Châteauneuf & Beyre, 1974; Daemon, 1974b e Daemon & Quadros, 1970).

A identificação do paleoambiente envolvendo mudanças climáticas e sucessões ecológicas são identificadas pelos palinogramas característicos de cada época.

Os esporos e polens podem ainda ser de grande auxílio à sedimentologia na interpretação da origem dos sedimentos finos e do tempo de sedimentação.

Referências

BARTH, O. M. & MELHEM, T. S. 1988. *Glossário ilustrado de palinologia*. Ed. UNICAMP, 75 p.

BRASIER, M. D. 1980. *Microfossils*. British Library Cataloguing in Publication Data. George Allen & Unwin Ltd. London, 103 p.

BURJACK, M. I. A. 1978. *Estudo Palinológico da Jazida Carbonífera de Charqueadas*. Ed. Universidade Fedederal de Goiás. Dissertação de Mestrado/ UFRGS, 204 p.

CHÂTEAUNEUF, J. & BEYRE, Y. 1974. *Éléments de Palynologie. Aplications Geólogiques*, Lab. Paléont. Univ. Génève, 345 p.

DAEMON, R. F. 1974a. Palinomorfos guias do Devoniano Superior e Carbonífero Inferior da Bacia do Amazonas e Parnaíba. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, *46*(3/4): 549-588.

DAEMON, R. F. 1974b. Integração dos resultados palinológicos com os de fauna e flora de camadas fossilíferas do neopaleozoico da Bacia do Paraná. Implicações estratigráficas e paleogeográficas. *Revista UNIMAR*, *1*: 25-41.

DAEMON, R. F. 1976. Correlação bioestratigráfica (palinoestratigráfica) entre os sedimentos do Siluriano, Devoniano e Carbonífero Inferior das Bacias do Amazonas, Parnaíba e Paraná. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 29, Ouro Preto. *Resumos*. SBG, p. 34.

DAEMON, R. F. & CONTREIRAS, C. J. A. 1971. Zoneamento Palinológico da Bacia do Amazonas. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 25, São Paulo. *Anais*. SBG, v. 3, p. 79-92.

DAEMON, R. F. & QUADROS, L. P. 1970. Bioestratigrafia do Neopaleozoico da Bacia do Paraná. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 24, Brasília. *Anais*. SBG, p. 359-412.

DAEMON, R. F.; QUADROS, L. P. & SILVA, L. C. 1967. Devonian Palynology and Biostratigraphy of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, p. 21-22.

ERDTMAN, G. 1965. *Pollen and spore morphology/Plant Taxonomy.Gimnospermae, Bryophyta: An Introduction to Palynology III*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 191 p.

ERDTMAN, G. 1966. *Pollen morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms: An Introduction to Palynology I*. New York, Haffner Publishing Company, 533 p.

ERDTMAN, G. 1972. *Pollen and spore morphology/Plant Taxonomy.Gimnospermae: An Introduction to Palynology II*. New York, Haffner Oublishing, 127 p.

FULLER, H. J. & TIPPO, O. 1949. *College Botany*. New York. Henry Holt.

GREBE, H. 1969. Handbook of Palynology: *An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores*. Efnar Munksgard, Copenhagen, 486 p.

GREBE, H. 1971. A recommended terminology and descriptive method for spores. *In:* Les Spores, C.I.M.P. Microfossiles organiques du paléozoique, Parte 4, p. 11-34. Paris. C.N.R.S.

KREMP, G. O. W. 1968. *Morphologic encyclopedia of palynology*. Tucson, Arizona University Press, 263 p.

LIMA, M. R. 1978. Caracterização palinológica do Albiano no Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, *9*: 14-143.

LIMA, M. R. 1981. Palinologia do Mesozoico Brasileiro: uma síntese. *Cuencas Sedimentares del Jurassico y Cretácico de América del Sur*, *2*, Buenos Aires, p. 445-460.

LIMA, M. R. & AMADOR, E. S. 1985. Análise Palinológica de Sedimentos da Formação Resende, Terciário do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Fortaleza, MME-DNPM, Sér. Geologia, Brasília, *27*(2): 371-378.

LIMA, M. R. & DINO, R. 1984. Palinologia de amostras da Bacia do Bonfim, Terciário do Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, *15*: 1-11.

LIMA, M. R. & SUNDARAM, D. 1982. Reavaliação dos dados palinológicos do Neopaleozoico Brasileiro. *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, *13:* 81-99.

LIMA, M. R.; SALARD-CHEBOLDAEFF, M. & SUGUIO, K. 1985. Étude Palynologique de la Formation Tremembé, Tertiares du Bassin de Taubaté (État de São Paulo, Brésil), d'après des échantillons du sandage nº 42 du C.N.P. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Fortaleza, MME-DNPM, Sér. Geologia, Brasília, *27*: 379-393.

MELO, J. H. G. 2002. *Revisão da Biocronoestratigrafia de Miósporos do Devoniano–Carbonífero Inferior da Bacia do Amazonas e correlação com outras Bacias Paleozoicas Brasileiras*. Tese do Doutorado. Instituto de Geociências. UFRJ. Programa de Pós-Graduação em Geologia, 103 p.

MODESTO, Z. M. M. & SIQUEIRA, N. M. 1981. *Botânica*. CEB. E.P.U. Câmara Brasileira do Livro, São Paulo.

POTONIÉ, R. & KREMP, G. 1955. *Die Sporal dispersae des Ruhrkarbons I*. Palaeontographica, Stuttgart. n. 98B, p. 1-136, est. 1-16, fig. 1-37.

POTONIÉ, R. & KREMP, G. 1956. *Die Sporae dispersae des Ruhrkarbons II*. Palaeontographica, Stuttgart. n. 99B, p. 85-191, est. 17-22, fig. 38-88.

PUNT, N.; BLACKMORE, S.; NILSSONS, S. & LETHOMAS, A. 1994. Glossary of Pollen and Spore Terminology. *LPP. Contribution Series*, Utrecht, 1, 71 p.

REGALI, M. S. P.; UESUGUI, N. & SANTOS, A. S. 1974a. Palinologia dos sedimentos mesocenozoicos do Brasil. I. *Boletim Técnico da Petrobras*, *17*(3): 177-190.

REGALI, M. S. P.; UESUGUI, N. & SANTOS, A. S. 1974b. Palinologia dos sedimentos mesocenozoicos do Brasil. II. *Boletim Técnico da Petrobras*, *14*(4): 263-294.

SOMMER, F. W. 1959a. *Introdução ao Estudo Sistemático dos gêneros Paleozoicos de Esporos Dispersos. I. Sporonites e Sporites*. DGM/DNPM, Boletim, Rio de Janeiro, 190, 221 p.

SOMMER, F. W. 1959b. *Introdução ao Estudo Sistemático dos gêneros Paleozoicos de Esporos Dispersos. II. Pollenites*. DGM/DNPM, Rio de Janeiro. Boletim 197, 89 p.

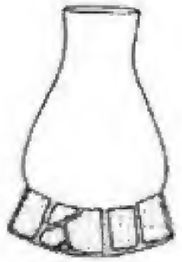
TRAVERSE, A. 1988. *Paleopalynology*. Ed. Unwin Hyman. Winchester, 600 p.

TRINDADE, N. M. 1959. *Megásporos gondwânicos do Charqueadas, Rio Grande do Sul*. DGM/DNPM, Rio de Janeiro. Boletim 194, 134 p.

11

QUITINOZOÁRIOS

Norma Maria da Costa Cruz



Os quitinozoários constituem um grupo extinto de organismos marinhos, microscópicos, dotados de testas orgânicas de natureza quitinoide. São dotados de simetria radial ao longo de um eixo central, geralmente em forma de pequenas garrafas de 600 a 2 000 µm de comprimento. Podem ser encontrados em forma de testas isoladas ou agrupadas em cachos ou cadeias lineares de dois ou mais indivíduos (Traverse, 1988).

Foram descritos, em 1931, por Alfred Eisenack, no primeiro de uma série de trabalhos referentes aos microfósseis silurianos e devonianos da região báltica.

Ocorrem do Ordoviciano Inferior (Tremadociano) ao Devoniano Superior (Famenniano), tendo existido por mais de 130 milhões de anos e apresentando diferenciações morfológicas que os situam como um excelente grupo fóssil para a bioestratigrafia.

Surgiram e evoluíram durante o Ordoviciano alcançando o máximo de diversidade no Ordoviciano Médio (Darriwiliano). Várias etapas de extinção ocorreram ao longo do Siluriano e Devoniano.

Segundo Grahn & Paris (2010), o seu desaparecimento no final do Devoniano Superior (Famenniano) foi resultado de uma combinação de fatores, entre os quais as inadaptações às drásticas mudanças climáticas que ocorreram no período. Assim, o seu hábitat foi invadido por grupos melhores adaptados que tornaram o seu suprimento alimentar insuficiente ou ausente.

As afinidades biológicas dos quitinozoários são ainda desconhecidas e vários pesquisadores sugeriram afinidades aos protozoários, graptozoários, fungos e ovos de metazoários. O seu nome Chitinozoa refere-se à natureza de sua testa "semelhante" à quitina.

Alguns autores acreditam que foram formas bentônicas; outros, que foram inicialmente bentônicos e presos ao substrato e posteriormente tornaram-se livres; e um grande número acredita que constituem formas planctônicas.

Os métodos de preparação para isolamento das testas dos sedimentos que os englobam seguem em linhas gerais o método padrão de preparação palinológica.

Morfologia

A. Morfologia Externa

Os quitinozoários ocorrem mais frequentemente sob a forma de testas isoladas, razão pela qual a morfologia é definida com base num só indivíduo. A variação entre as testas de uma cadeia é mínima e os caracteres diferenciais entre as formas coloniais restringem-se aos elementos de ligação (Combaz, 1963; Combaz & Poumot, 1962; Jenkins, 1970).

A morfologia geral de uma testa varia de cilindroide a discoide com formas intermediárias (Combaz *et alii*, 1967a, b), como pode ser observada na figura 11.1.

A testa de um quitinozoário consiste em duas partes, o **bojo** e o **tubo oral**, os quais podem ser, em geral, facilmente distinguíveis (figura 11.2). O bojo apresenta quatro regiões distintas: **flexura**, **flancos**, **margem basal** e **base**. A flexura delimita a zona entre o tubo oral e o bojo; os **flancos** simétricos em relação ao eixo longitudinal passam para uma base mais ou menos arredondada em função da **margem basal**, que é um dos caracteres mais importantes para a classificação genérica e específica (figura 11.2).

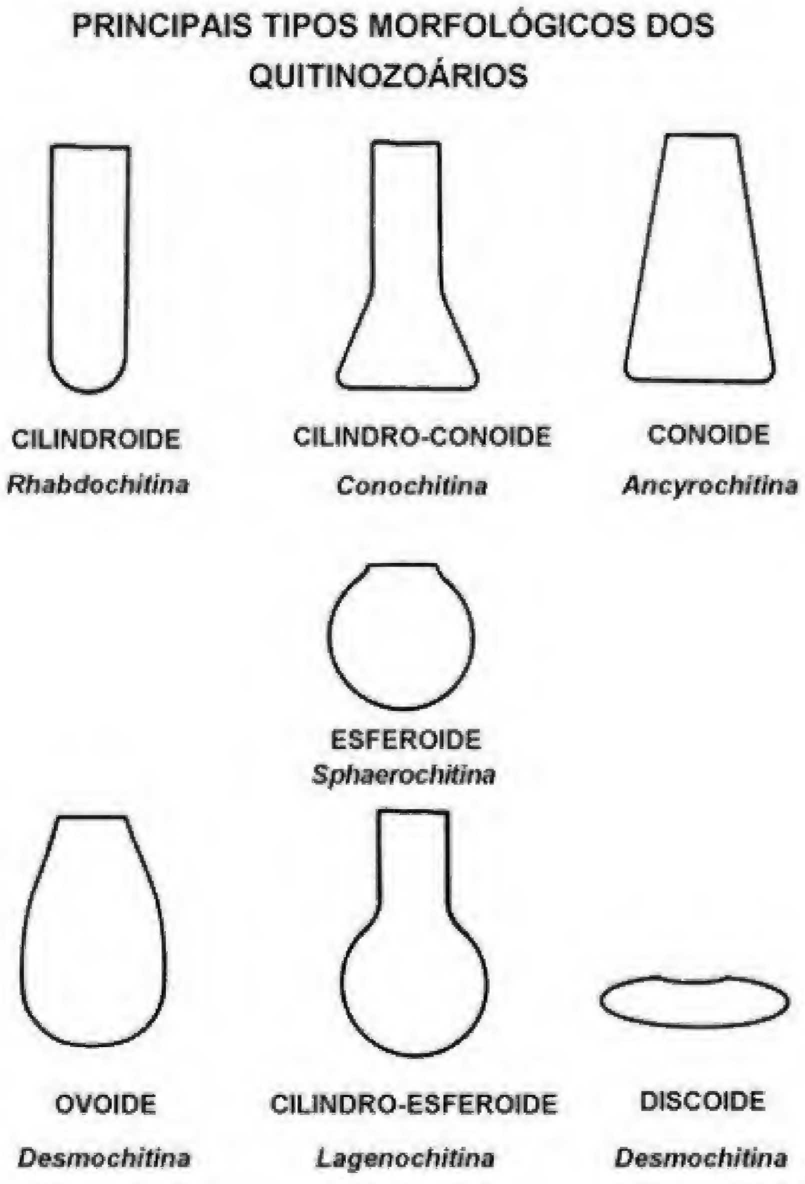

PRINCIPAIS TIPOS MORFOLÓGICOS DOS QUITINOZOÁRIOS
CILINDROIDE
Rhabdochitina
CILINDRO-CONOIDE
Conochitina
CONOIDE
Ancyrochitina
ESFEROIDE
Sphaerochitina
OVOIDE
Desmochitina
CILINDRO-ESFEROIDE
Lagenochitina
DISCOIDE
Desmochitina

Figura 11.1 Principais tipos de morfologia das testas. Podem ocorrer formas intermediárias.

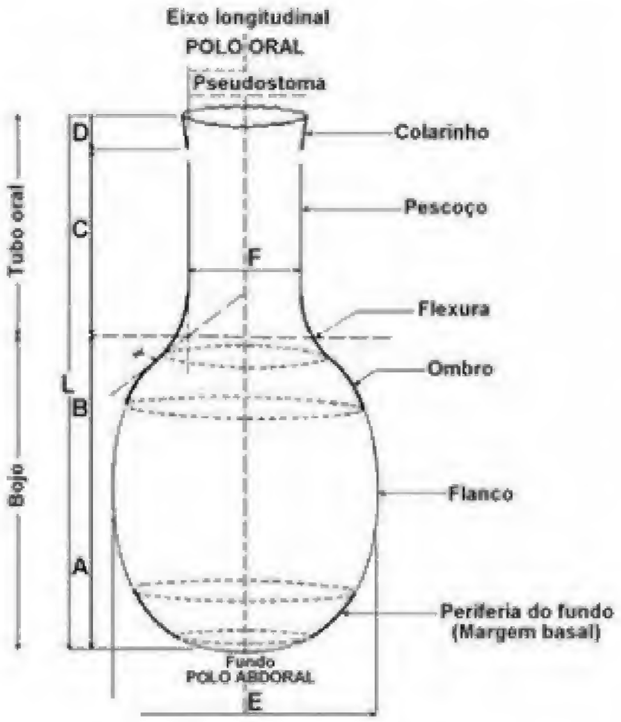

Eixo longitudinal
POLO ORAL
Pseudostoma
Colarinho
Pescoço
Flexura
Ombro
Flanco
Periferia do fundo (Margem basal)
Fundo
POLO ABORAL
Tubo oral
Bojo
D
C
F
L
B
A
E

Figura 11.2 Morfologia de um quitinozoário. Principais termos descritivos (segundo Combaz *et alii*, 1967a, b).

Há três tipos principais de diferenciação da margem basal:

- A **carena** que constitui uma expansão da margem basal, pode ser curta, larga, simples ou rendilhada (figura 11.3).
- Os **apêndices** que são processos que partem geralmente da margem basal apresentam número, forma e dimensões variadas. Podem ser curtos, alongados, filiformes, bifurcados, ramificados, clavados, coalescentes e soldados, como podem ser observados na figura 11.4.
- O **sifão** ocorre em quitinozoários que possuem testa constituída de duas camadas (interna e externa), que se separam na margem basal formando um sifão que se estende como um tubo oco aberto na extremidade (figura 11.5A).
- A **base** que constitui a superfície aboral do bojo pode ser achatada, côncava, hemisférica ou ogival e apresentar um forte processo terminal (figura 11.5B). O centro da base apresenta-se perfurado por um poro fino (em geral de diâmetro menor que 1 mm) ou rodeado por uma zona delgada que encontra-se aberta durante algum estágio do ciclo de vida do quitinozoário possibilitando a comunicação interna entre as testas adjacentes de uma cadeia.

Outra parte principal da testa, o **tubo oral** é formado pelo **colarinho** e **pescoço** (figura 11.2). Podem ser diferenciados entre si pela espessura da parede ou por uma mudança brusca na silhueta.O colarinho que circunda a abertura oral termina frequentemente numa franja de finos processos. O pescoço constitui um tubo oco comumente cilíndrico e ocasionalmente adelgaçado.

B. Estrutura

Em material bem preservado a parede da testa do quitinozoário é quitinosa, translúcida e de cor âmbar. Testas obtidas de sedimentos que sofreram alterações térmicas ou metamorfismo de baixo grau encontram-se carbonificadas. As testas altamente carbonificadas são opacas, pretas e quebradiças.

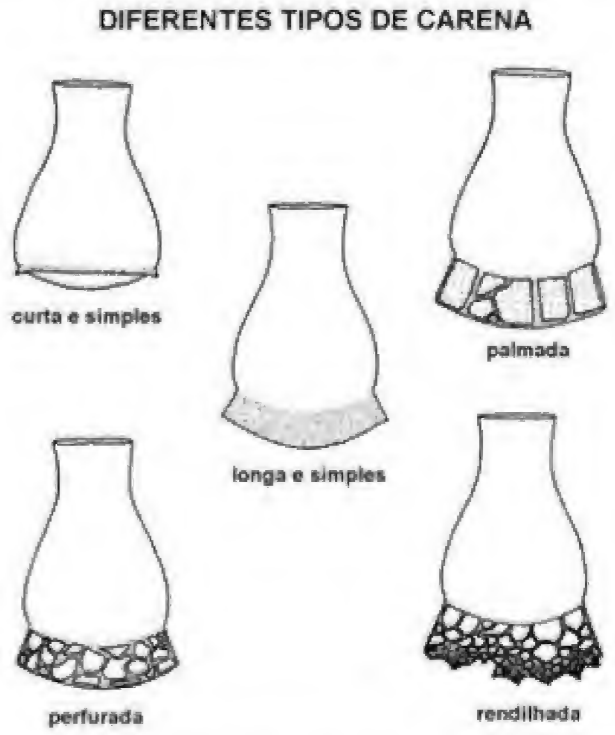

DIFERENTES TIPOS DE CARENA
curta e simples
longa e simples
palmada
perfurada
rendilhada

Figura 11.3 Diferentes tipos de carena dos quitinozoários.

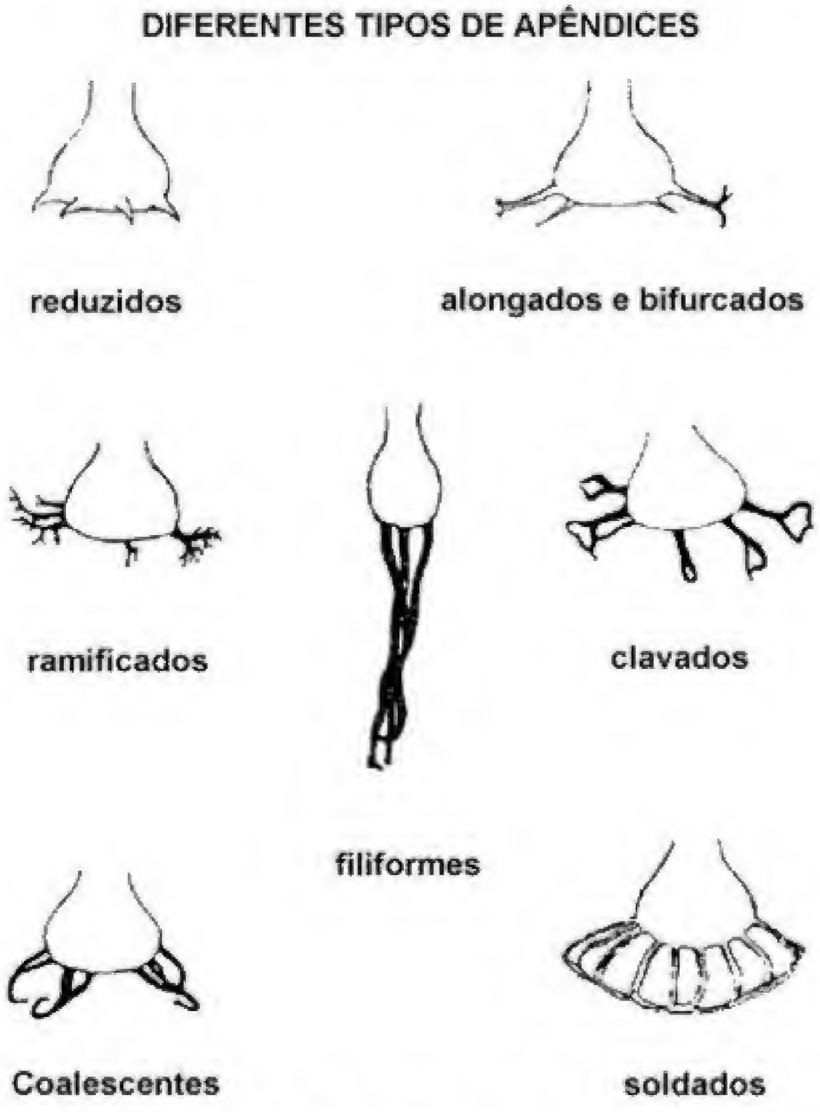

DIFERENTES TIPOS DE APÊNDICES
reduzidos
alongados e bifurcados
ramificados
clavados
filiformes
Coalescentes
soldados

Figura 11.4 Diferentes tipos de apêndices dos quitinozoários.

A parede da testa é composta por três camadas distintas: a **periderme**, a **ectoderme** e a **endoderme**. A periderme, também denominada membrana envolvente, é a camada mais externa e nem sempre observada. Em alguns gêneros como *Eremochitina* e *Velatachitina* ela constitui um caráter fundamental. A ectoderme forma a "armadura" de uma testa de quitinozoários e apresenta espessuras variáveis nos diversos *taxa*. Num mesmo indivíduo observa-se adelgaçamento ao nível do pescoço e principalmente do colarinho, e espessamentos ao longo da margem basal formando uma carena (figura 11.3). É nesta camada que frequentemente surgem as ornamentações (figura 11.6). À endoderme (prossoma-opérculo-opistossoma) são atribuídas as estruturas internas observadas no pescoço ou no colarinho dos quitinozoários. O prossoma constitui uma estrutura retráctil formada por uma série de anéis ou discos. Quando fossilizado na posição retraída assemelha-se a um tampão escuro geralmente na base do pescoço (figura 11.7A-B). O opérculo, um disco simples, ocupa sempre uma posição próxima da abertura oral. É fundamental, em uma cadeia linear, permitindo o contato com a testa seguinte. O opistossoma é uma estrutura interna do bojo localizada no polo aboral e difícil de ser visualizada.

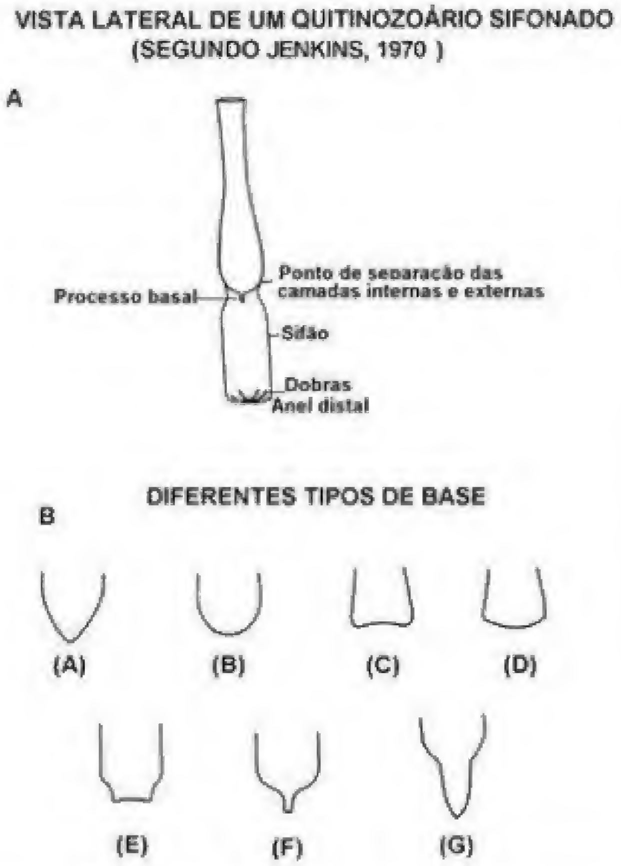

VISTA LATERAL DE UM QUITINOZOÁRIO SIFONADO
(SEGUNDO JENKINS, 1970)
A
Processo basal
Ponto de separação das camadas internas e externas
Sifão
Dobras
Anel distal
B
DIFERENTES TIPOS DE BASE
(A)
(B)
(C)
(D)
(E)
(F)
(G)

Figura 11.5 (A) Vista lateral de um quitinozoário onde pode-se observar o processo basal e o sifão. (B) Diferentes tipos de base, muitas vezes em função do processo de fossilização, podendo ser simples (A-E) ou com processo basal (F-G).

C. Modo de Ocorrência

A maioria dos quitinozoários ocorre nas rochas como testas isoladas, individuais. Frequentemente, no entanto, duas ou mais testas são encontradas unidas pelas regiões orais e aborais em cadeias lineares retas ou espiraladas, formadas por grande número de testas (figura 11.7C-E).

Ocasionalmente, são encontradas centenas de testas comprimidas (Koslowski, 1963), envolvidas por uma película, constituindo o denominado *cocoon* ou casulo (figura 11.7F).

Classificação

Descritos por Eisenack, em 1931, como protozoários, foram posteriormente alvo de várias hipóteses para interpretar sua origem. Assim, foram relacionados a fungos, flagelados, rizópodes, ovos de metazoários (anelídeos, poliquetas, moluscos e crustáceos), graptozoários (fase de um ciclo reprodutivo), acritarcos ou mesmo a um tipo de organismo estranho à nossa classificação.

A taxonomia do grupo Chitinozoa é amplamente empírica. Na definição do gênero, dois caracteres – forma geral do bojo e natureza da margem basal – são elementos de grande importância. As espécies são classificadas de acordo com a morfologia geral da testa, silhueta, dimensões, desenvolvimento e distribuição dos processos ornamentais, morfologia da base e da margem basal, forma do tubo oral, tipo de colarinho, e tamanho e forma dos processos basais.

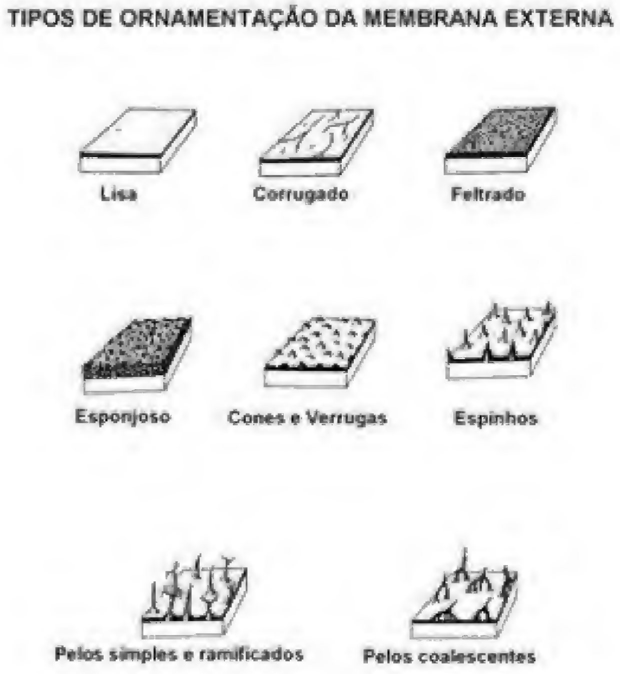

TIPOS DE ORNAMENTAÇÃO DA MEMBRANA EXTERNA
Lisa
Corrugado
Feltrado
Esponjoso
Cones e Verrugas
Espinhos
Pelos simples e ramificados
Pelos coalescentes

Figura 11.6 Diferentes tipos de ornamentação da ectoderme (membrana externa) (modificado de Paris, 1981).

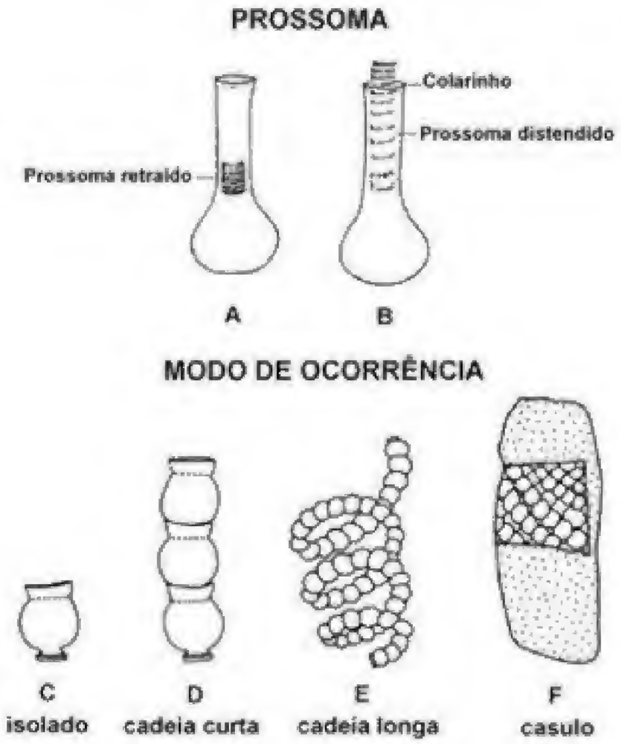


Figura 11.7 O prossoma apresenta-se retraído (A) e distendido (B). As testas podem ser encontradas em formas isoladas (C); em cadeias de poucas testas (D); em uma longa cadeia espiralada (E); ou formando *cocoon* (casulo) que contém numerosas testas (F).

Entre as classificações supragenéricas, a de Paris (1981) vem sendo a mais adotada. Os quitinozoários são divididos em duas categorias: os munidos de um opérculo e os dotados de prossoma, constituindo, respectivamente, as ordens Operculatifera e Prosomatifera. Os caracteres diagnósticos de família são baseados, principalmente, no desenvolvimento do tubo oral e das subfamílias nas estruturas externas. Mais recentemente Paris *et alii* (1999) apresentaram uma revisão sistemática dos quitinozoários baseada em novas observações obtidas por intermédio de microscópio eletrônico. Nesta classificação as ordens Operculatifera e Prosomatifera e as famílias Desmochitinidae, Conochitinidae e Lagenochitinidae foram mantidas, porém dezenove subfamílias e cinquenta e seis gêneros foram revistos e descritos (figura 11.8).

A. Ordem Operculatifera

(Ordoviciano–Devoniano)

Representada apenas por uma família.

Família Desmochitinidae

(Ordoviciano–Devoniano)

Quitinozoários de tamanho reduzido, pescoço ausente; opérculo discoide simples ou prolongado por uma franja membranosa. Testas lenticulares, esferoidais, cilindro-ovoides ou conoides com superfície lisa ou ornamentada de cones, pelos ou espinhos. Presença eventual de uma carena simples; presença de mucro ou cópula; frequentemente ocorre a formação de cadeias. Esta família compreende seis subfamílias: Desmochitininae, Margachitininae, Eisenackitininae, Pterochitininae, Cutichitininae e Orbichitinae.

> No Brasil, as espécies *Eisenackitina bohemica*, *Margachitina catenaria* e *Pterochitina megavelata* são espécies-guia do Devoniano Inferior (Lochkoviano) da Bacia do Amazonas.

B. Ordem Prosomatifera

(Ordoviciano–Devoniano)

Reúne duas famílias: Conochitinidae, com as subfamílias Conochitininae, Belonechitininae, Tanuchitininae, Eremochitininae, Spinachitininae, Pogonochitininae e Velatachitinae; e a família Lagenochitinidae com as subfamílias Lagenochitininae, Urochitininae, Angochitininae, Ancyrochitininae, Cyathochitininae e Pellichitininae.

Família Conochitinidae

(Ordoviciano–Devoniano)

Quitinizoários de bojo cilíndrico, cilindro-conoide ou claviforme; prossoma interno simples ou complexo; testa lisa ou ornamentada com tubérculos, espinhos ou pelos. Eventualmente podem apresentar carena, apêndices, mucro (ou cópula). Cadeias pouco frequentes. O mucro constitui o ponto de ligação nas formas coloniais.

> No Brasil, no Ordoviciano e Siluriano das bacias do Amazonas e Solimões o gênero *Conochitina* apresenta-se bem representado com várias espécies (Costa, 1971a, b; Grahn & Paris, 1992). Entre elas: *Conochitina micracantha* (Arenigiano), *Conochitina pachycephala*, *Conochitina tuba* (Venlockiano), *Conochitina tuba* (Ludloviano).

Ordem	Família	Subfamília	Gênero
OPERCULATIFERA	DESMOCHITINIDAE	Desmochitininae	*Calpichitina* *Hoegisphaera* *Bulbochitina* *Bursachitina* *Desmochitina* *Ollachitina*
		Cutichitininae	*Cutichitina*
		Pterochitininae	*Pterochitina* *Armoricochitina* *Pseudoclathrochitina* *Cingulochitina*
		Margachitininae	*Margachitina* *Urnochitina* *Linochitina*
		Eisenackitininae	*Vinnalochitina* *Kalochitina* *Ordochitina* *Eisenackitina*
		Orbichitinae	*Orbichitina* *Armigutta* *Salopochitina*
PROSOMATIFERA	CONOCHITINIDAE	Conochitininae	*Euconochitina* *Conochitina* *Clavachitina* *Pistillachitina* *Rhabdochitina*
		Velatachitininae	*Velatachitina*
		Eremochitininae	*Eremochitina* *Siphonochitina*
		Tanuchitininae	*Hyalochitina* *Laufeldochitina* *Baltochitina* *Tanuchitina*
		Pogonochitininae	*Pogonochitina*
		Belonechitininae	*Belonechitina* *Acanthochitina* *Hercochitina*
		Spinachitininae	*Spinachitina*
	LAGENOCHITINIDAE	Lagenochitininae	*Saharochitina* *Sphaerochitina* *Lagenochitina*
		Cyathochitininae	*Anthochitina* *Sagenachitina* *Cyathochitina* *Parisochitina*
		Pellichitininae	*Pellichitina*
		Urochitininae	*Urochitina*
		Angochitininae	*Fungochitina* *Angochitina* *Muscochitina* *Ramochitina*
		Ancyrochitininae	*Ancyrochitina* *Clathrochitina* *Plectochitina* *Alpenachitina* *Sommerochitina*

Figura 11.8 Classificação dos quitinozoários (modificado de Paris, Grahn, Nestor & Lakova, 1999).

Família Lagenochitinidae
(Ordoviciano–Devoniano)

Quitinozoários de bojo conoide, ovoide ou cilindroide com prossoma simples ou complexo. Pescoço e bojo diferenciados. Testa com superfície lisa ou ornamentada com tubérculos, espinhos ou pelos; presença eventual de uma carena simples ou reticulada, e de apêndices. Muito raramente formam cadeias.

No Brasil são bem representados no Devoniano de todas as bacias sedimentares (Grahn, 1995). Na Bacia do Paraná, a espécie *Ramochitina magnifica* é índice do Devoniano Inferior (Emsiano) e *Ramochitina ramosi* e *Alpenachitina eisenacki* do Devoniano Médio (Eifeliano/Givetiano).

Distribuição Estratigráfica

Os quitinozoários mais antigos até agora assinalados datam do Ordoviciano Inferior (Tremadociano) do Sahara, embora haja notícias incertas de sua ocorrência a partir do Cambriano (Taugourdeau & Jekhowsky, 1960).

No Ordoviciano Inferior os quitinozoários apresentam paredes lisas e são frequentemente grandes, embora uma tendência de diminuição do tamanho já possa ser observada.

No Ordoviciano Médio e Superior surge uma variedade de formas com ornamentação. Aparecem progressivamente os espinhos simples, concentrados (mas não restritos à margem basal), os espinhos ramificados e bifurcados e finalmente os espinhos organizados em fileiras longitudinais, algumas vezes com suas extremidades unidas por barras longitudinais. As cristas e costelas longitudinais surgem como elementos de ornamentação.

As espécies *Tanuchitina bergstroemi* e *Kalochitina multispinata* ocorrem no Brasil, no Ordoviciano Superior (Ashgiliano) da Bacia do Amazonas.

No Siluriano e Devoniano as testas diminuem de tamanho e tornam-se mais delicadas e intensamente ornamentadas, entrando em acentuado declínio no Devoniano Superior (figura 11.9). Após este período os quitinozoários não foram ainda assinalados com precisão.

No Brasil, inúmeras espécies são assinaladas em sedimentos silurianos e devonianos das bacias do Amazonas, Solimões, Parnaíba e Paraná, entre elas: *Conochitina edjelensis* (Landoveriano), *Conochitina proboscifera*, *Conochitina pachycephala* e *Margachitina margaritana* (Venlockiano), *Sphaerochitina sphaerocephala*, *Pterochitina perivelata* e *Tanuchitina cylindrica* (Ludloviano), *Margachitina catenaria* (Lochkoviano), *Ramochitina magnifica* (Emsiano), *Alpenachitina eisenacki* e *Ramochitina ramosi* (Eifeliano–Givetiano), *Ancyrochitina langei e Fungochitina pilosa* (Givetiano) (Grahn, 1999), *Angochitina mourai*, *Urochitina bastosi* e *Sommerochitina langei* (Frasniano–Fameniano) (Quadros, 1982; Lange, 1967a, b).

Aplicações

Os quitinozoários constituem um excelente grupo para o estudo do Paleozoico marinho. Por apresentarem ampla distribuição geográfica e restrita distribuição vertical, constituem excelentes guias para o zoneamento bioestratigráfico do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano (Verniers *et alii*, 1995). A sua resistência à ação de ácidos fortes, necessários à maceração dos sedimentos onde se encontram inclusos, e a sua grande representação qualitativa e quantitativa em quase todos os tipos de rochas sedimentares garantem uma segura utilização na correlação de camadas intra e interbacias.

Em áreas onde a sucessão de assembleias é estudada detalhadamente, um zoneamento bioestratigráfico meticuloso pode ser feito permitindo que amostras de superfície e subsuperfície sejam datadas com segurança e correlacionadas entre si.

A grande variabilidade de formas e sua marcante evolução filogenética o tornam um grupo de grande aplicabilidade na estratigrafia das bacias sedimentares (figuras 11.9 e 11.10).

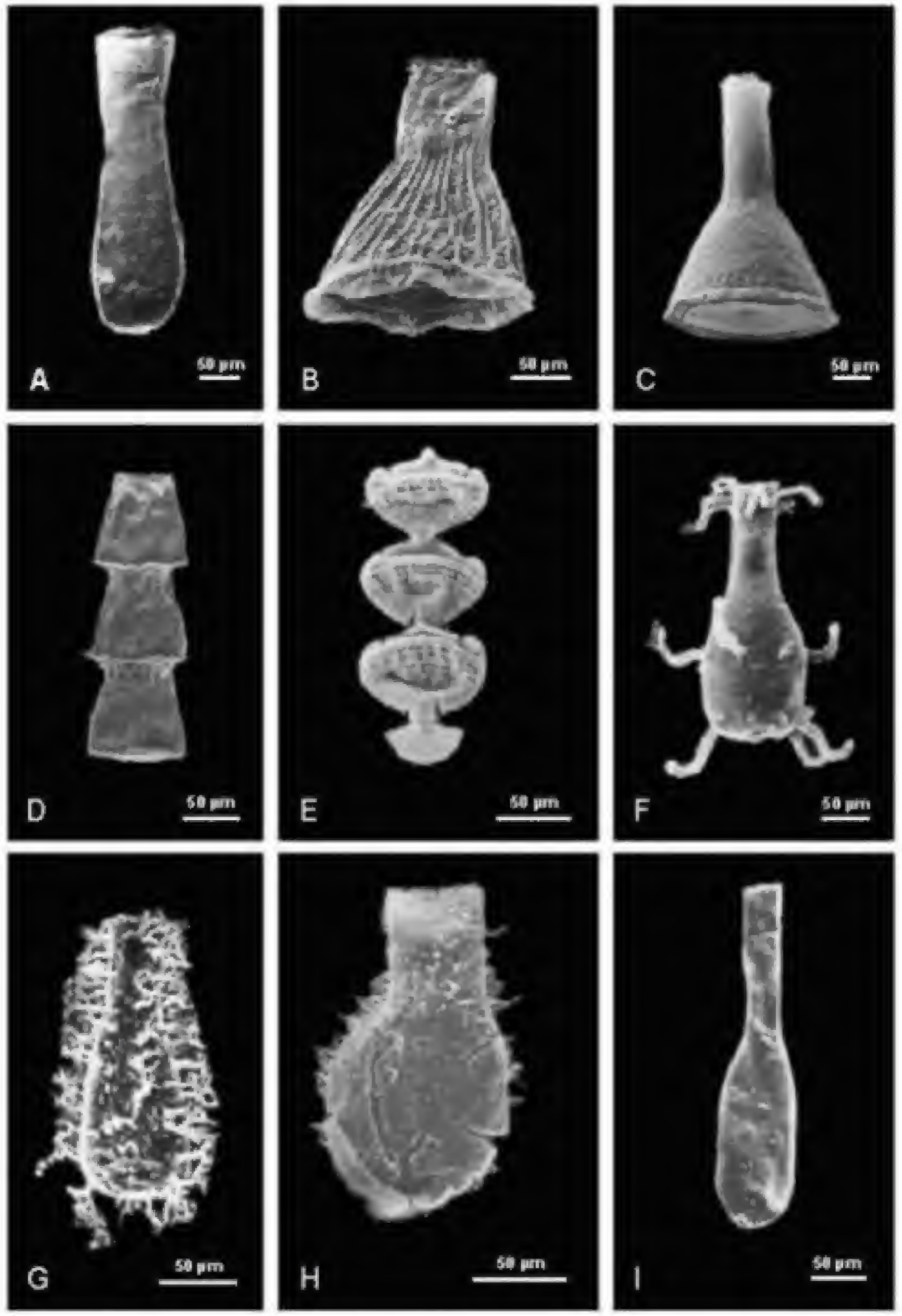


Figura 11.9 Quitinozoários do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano das bacias paleozoicas brasileiras. (A) *Conochitina decipiens*. (B) *Cyathochitina caputoi*. (C) *Cyathochitina campanulaeformis*. (D) *Cingulochitina serrata*. (E) *Margachitina catenaria catenaria*. (F) *Alpenachitina matogrossensis*. (G) *Ramochitina ramosi*. (H) *Angochitina mourai*. (I) *Lagenochitina avelinoi* (fotografias de Ynge Grahn – UERJ e José Henrique Gonçalves de Melo – PETROBRAS/CENPES).

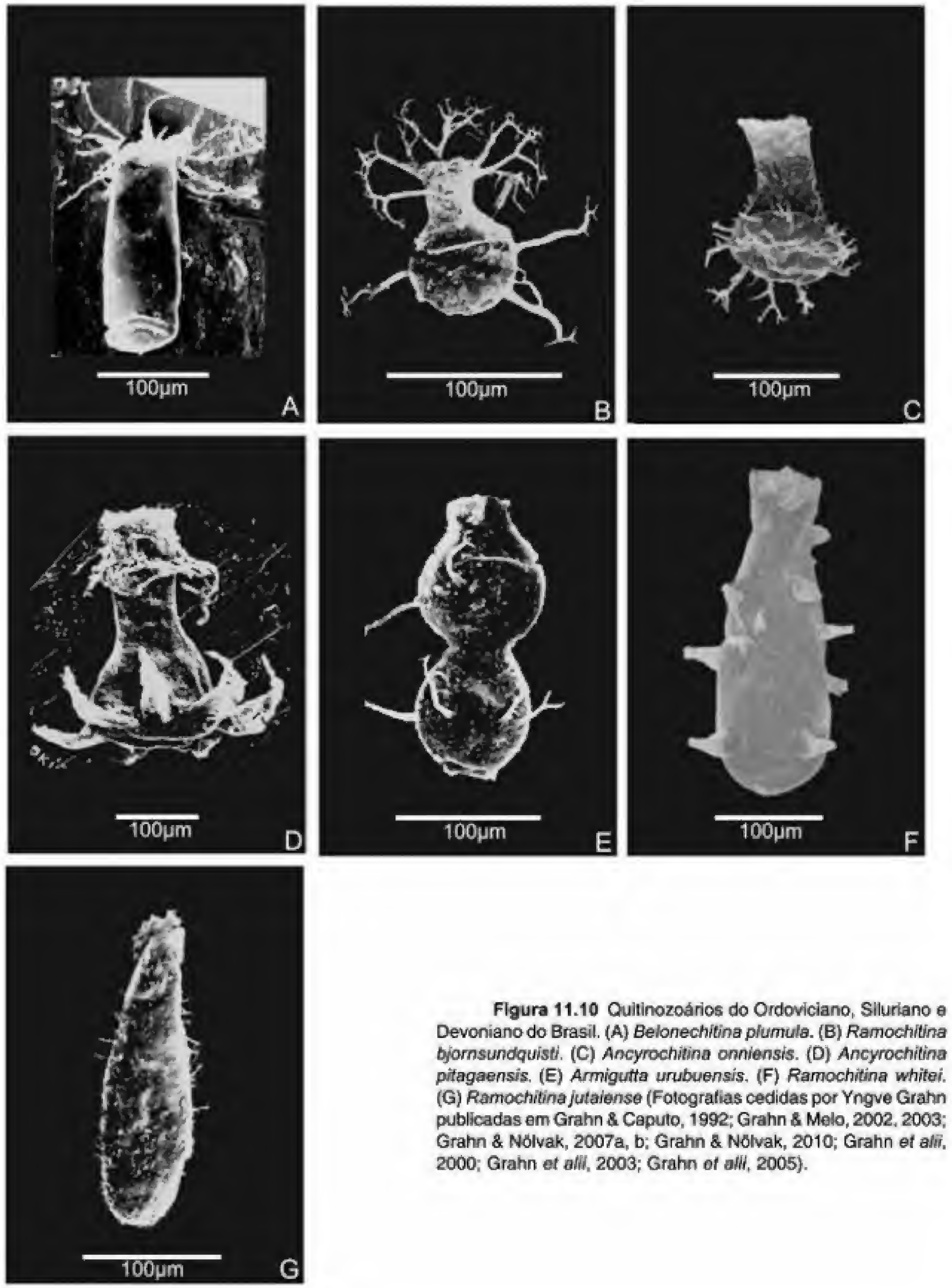


Figura 11.10 Quitinozoários do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano do Brasil. (A) *Belonechitina plumula*. (B) *Ramochitina bjornsundquisti*. (C) *Ancyrochitina onniensis*. (D) *Ancyrochitina pitagaensis*. (E) *Armigutta urubuensis*. (F) *Ramochitina whitei*. (G) *Ramochitina jutaiense* (Fotografias cedidas por Yngve Grahn publicadas em Grahn & Caputo, 1992; Grahn & Melo, 2002, 2003; Grahn & Nõlvak, 2007a, b; Grahn & Nõlvak, 2010; Grahn *et alii*, 2000; Grahn *et alii*, 2003; Grahn *et alii*, 2005).

Referências

COMBAZ, A. 1963. *La morphographie des Chitinozoaires*. C.I.M.P. Ed. du Centre Nacional de la Recherche Scientifique, Groupe 15, Bordeaux, 26 p.

COMBAZ, A. & POUMOT, C. 1962. Observations sur la structure des Chitinozoaires. *Revue de Micropaléontologie*, *5*(3): 147-160.

COMBAZ, A.; CALANDRA, F.; JANSONIUS, J.; MILLEPIED, P.; POUMOT, C. & VAN OYEN, F.H. 1967a. *Microfossiles organiques du Paléozoique. Les Chitinozoaires*. C.I.M.P. Ed. du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, v. 1, 96 p., 11 est.

COMBAZ, A.; CALANDRA, F.; JANSONIUS, J.; MILLEPIED, P.; POUMOT, C. & VAN OYEN, F.H. 1967b. *Microfossiles organiques du Paléozoique. Les Chitinozoaires*. C.I.M.P. Ed. du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris, v. 2, 43 p., 5 est.

COSTA, N. M. 1971a. *Quitinozoários Silurianos do Igarapé da Rainha, Estado do Pará*. D.G.M., D.N.P.M., Bol. 255, 101 p.

COSTA, N. M. 1971b. Quitinozoários brasileiros e sua importância estratigráfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *43*(supl.): 209-272.

EISENACK, A. 1931. Neue Mikrofossilien des baltschen Silurs I. *Paläontologisches Zeitschrist*, *13*: 74-118.

GRAHN, Y. 1995. Towards a Devonian Chitinozoan Biozonation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *67*(3): 390-391.

GRAHN, Y. 1999. *Recent Progress in Silurian and Devonian Chitinozoan Biostratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. Ordovician–Devonian Palynostratigraphy in Western Gondwana: Update, Problems and Perspectives*. Ed. Faculdade de Geologia/UERJ, p. 147-163.

GRAHN, Y. & CAPUTO, M. V. 1992. Early Silurian glaciations in Brazil. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *99*: 9-15.

GRAHN, Y. & MELO, J. H. G. 2002. Chitinozoan biostratigraphy of the Late Devonian formations in well Caima PH-2, Tapajós River area, Amazonas Basin, northern Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, *118*: 116-140.

GRAHN, Y. & MELO, J. H. G. 2003. Silurian–Devonian chitinozoan biostratigraphy along the Urubu, Uatumã and Abacate rivers in the western part of the Amazonas Basin, northern Brazil. *Bulletin of Geosciences*, *78*: 373-391.

GRAHN, Y. & NÕLVAK, J. 2007a. Remarks on older Ordovician Chitinozoa and biostratigraphy of the Oslo Region, southern Norway. *GFF*, *129*:101-106.

GRAHN, Y. & NÕLVAK, J. 2007b. Ordovician Chitinozoa and biostratigraphy from Skane and Bornholm, southernmost Scandinavia – an overview and update. *Bulletin of Geosciences*, *82*: 11-26.

GRAHN, Y. & NÕLVAK, J. 2010. Swedish Ordovician Chitinozoa and biostratigraphy: a review and new data. *Palaeontographica Abteilung*, *B 283*(1-3): 1-67.

GRAHN, Y.; LOBOZIAK, S. & MELO, J. H. G. 2003. Integrated correlation of Late Silurian (Pridoli s.l.) – Devonian chitinozoans and miospores in the Solimões Basin, northern Brazil. *Acta Geologica Polonica*, *53*: 283-300.

GRAHN, Y.; MELO, J. H. G. & STEEMANS, P. 2005. Integrated chitinozoa and miospore zonation of the Serra Grande Group (Silurian – lower Devonian), Paraíba Basin, northeast Brazil. *Revista Española de Micropaleontologia*, *37*: 183-204.

GRAHN, Y.; PEREIRA, E. & BERGAMASCHI, S. 2000. Silurian and Lower Devonian chitinozoan bioestratigraphy of the Paraná Basin in Brazil and Paraguay. *Palinology*, *24*: 143-172.

GRAHN, Y. & PARIS, F. 1992. Age and correlation of the Trombetas Group, Amazonas Basin, Brazil. *Revue de Micropaléontoloie*, *35*: 197-209.

GRAHN, Y. & PARIS, F. 2010. Emergence, biodiversification and extinction of the chitinozoan group. *Geological Magazine*, *148*(2):226-236.

JENKINS, W. A. M. 1970. Chitinozoa. *Geoscience and Man*, *1*: 1-21.

KOSLOWSKI, R. 1963. Sur la nature des Chitinozoaires. *Acta Palaeontologica Polonica*, *8*: 425-449.

LANGE, F. W. 1967a. Subdivisão bioestratigráfica e revisão da coluna Siluro-Devoniana da Bacia do Baixo Amazonas. *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA, *Atas*, v. 1, p. 316-326.

LANGE, F. W. 1967b. Biostratigraphic subdivision and correlation of the Devonian in the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, *21/22*: 63-98.

PARIS, F. 1981. Les Chitinozoaires dans le Paleozoique du Sud-Ouest de L'Europe. *Memoir Geological Society of America*. Bretagne, 26, 412 p.

PARIS, F.; GRAHN, Y.; NESTOR, V. & LAKOVA, I. 1999. A revised chitinozoan classification. *Journal of Paleontology*, *73*(4): 549-570.

QUADROS, L. P. 1982. Distribuição bioestratigráfica dos Chitinozoa e Acritarchae na Bacia do Parnaíba. *Ciência,Técnica e Petróleo*, Seção Exploração de Petróleo, nº 12, CENPES/DIVEX, 76 p.

TAUGOURDEAU, P. & JEKHOWSKY, B. 1960. Répartion et description des Chitinozoaires siluro-dévoniens des quelques sondages de la C.R.E.S.P., de la C.F.P.A. et de la S.N. Repal au Sahara. *Revue de l'Institute Français du Pétrole*, *15*(9): 1.199-1.260.

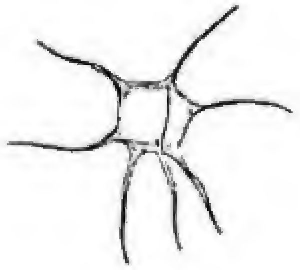
TRAVERSE, A. 1988. *Paleopalynology*. Unwin & Unwin Inc., 600 p.

VERNIERS, J.; NESTOR, V.; DUFKA, P.; SUTHERLAND, S. & GROOTEL, G. 1995. A global biozonation for the Silurian. *Geological Magazine*, *132*(6): 651-666.

12

ACRITARCOS

Norma Maria da Costa Cruz



Os acritarcos (do grego *akritos*, incerto + *arche*, origem) representam, basicamente, um grupo controvertido de organismos reunidos numa categoria informal criada por William Evitt em 1963. São considerados atualmente como vegetais nas classificações sistemáticas, portanto, subordinados ao Código Internacional de Nomenclatura Botânica.

De origem polifilética, a maioria deles, muito provavelmente, está relacionada a cistos de algas fotossintéticas, microscópicas e extintas.

São organismos eucariontes, unicelulares, de pequenas dimensões (5 a 150 μm) de parede orgânica resistente aos ataques por ácidos e de morfologia variada.

São constituídos de uma cavidade central circundada por uma parede de camada simples ou múltipla, constituída por esporopolenina à semelhança das plantas modernas.

Possuem simetria, forma, estrutura e tipo de desenvolvimento de ornamentação bastante variada. A cavidade central apresenta-se fechada ou comunica-se com o exterior por meio de poros, rupturas irregulares e aberturas circulares (piloma). Todas estas características são utilizadas na classificação taxonômica desses organismos.

Morfologia

Segundo Brito (1967a), a definição do grupo por Downie, Evitt & Sarjeant (1963), é de que os acritarcos são microfósseis unicelulares ou aparentemente unicelulares constituídos de carapaça de substância orgânica envolvendo a cavidade central. A forma da carapaça pode ser esférica, elipsoidal, discoidal, alongada ou poligonal; sua superfície pode ser lisa, granulada, pontilhada ou perfurada. Espinhos ou outros apêndices, cristas, rebordos, abas ou outras excrecências podem estar presentes ou ausentes. Quando presentes são distribuídos regular ou irregularmente pela superfície. Cápsula interna presente ou não; quando presente, pode estar ou não presa à carapaça de diversas maneiras. A carapaça abre-se por ruptura, fendilhamento ou por meio de um piloma circular simples. Raramente aparece um número de carapaças reunidas em cadeias ou cachos.

A maioria dos acritarcos não possui as afinidades biológicas conhecidas. Porém, vários especialistas defendem a vinculação de parte do material às algas verdes, com base em estudos sobre o ciclo destas algas fotossintéticas atuais.

Classificação Sistemática

A classificação sistemática do Grupo Acritarcha por Evitt (1963) é adotada atualmente segundo escolas distintas. Autores como Deflandre (1947, 1962), Downie *et alii* (1961), Sarjeant (1961), Brito (1965, 1967a,b, 1969), Cramer (1968, 1970) e Sarjeant & Stancliffe (1994), consideram os acritarcos como um grupo altamente polifilético, incluindo plantas e animais, e seguem o sistema de classificação proposto por Downie, Evitt & Sarjeant (1963) no qual o grupo Acritarcha é dividido em subgrupos. Neste sistema de classificação, baseado somente nas similaridades morfológicas, os gêneros estão incluídos dentro dos seus respectivos subgrupos como gêneros-formas.

Outros pesquisadores tais como Eisenack (1938a,b, 1954, 1963a,b, 1969), Klement (1960), Madler (1968) e Downie (1973) acreditam que os acritarcos constituem um grupo homogêneo de algas. Madler (1968) propôs um sistema de classificação incluindo os acritarcos na classe Hystrichosphyta subdividida nas ordens Tasmanales, Leiosphaeridiales e Hystrichosphaerales. As duas primeiras incluem, em parte, formas atualmente relacionadas a Prasynophyta, enquanto que a última incluiria somente a Hystrichosphaeraceae, com os gêneros *Hystrichosphaera* e *Hystrichosphaeridium*, pertencente aos dinoflagelados.

Downie (1973) separa os acritarcos em dez grupos informais, cinco dos quais pertenceriam ou possuiriam grandes afinidades com as algas verdes Prasinophyta. As afinidades dos cinco grupos restantes são imprecisas havendo, no entanto, evidências não conclusivas de que possam estar relacionadas aos dinoflagelados.

Vários pesquisadores, entre os quais Staplin *et alii* (1965), Tappan (1968), Loeblich (1970), Tappan & Loeblich (1971), Wicander (1974), Tappan (1980) e Oliveira (1997), acreditam que os acritarcos constituem várias divisões e classes algáceas, possivelmente incluindo as Chrysophyceae, Dinophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae, Prasinophyceae e, talvez *taxa* adicionais maiores, extintos.

Loeblich (1970), embora favorável a um sistema de verdadeiras famílias, propôs um sistema de classificação, no qual os gêneros e espécies de acritarcos são arranjados em ordem alfabética. O autor argumenta que o emprego de um sistema de classificação só será possível, à medida que as microfloras se tornarem mais bem conhecidas.

Atualmente, a maioria dos pesquisadores adota o procedimento de Loeblich (1970).

Por possuírem caracteres similares às algas modernas, os acritarcos são considerados, por vários autores, como representantes fósseis do estágio de cisto ou ficoma do ciclo de vida algáceo. Muitos dados sugerem, também, que eles representam algas unicelulares. Por essa razão, cerca de 10% dos gêneros, antes considerados acritarcos, agora passam a ter suas afinidades relacionadas às Prasinophyta. Entretanto, aproximadamente 350 gêneros descritos possuem afinidades ainda desconhecidas.

Oliveira (1997) adota as normas do Código Internacional de Botânica e, o termo Acritarcha Evitt (1963) é utilizado de acordo com a definição original e os gêneros organizados em ordem alfabética.

Alguns exemplos dos gêneros mais representativos encontram-se na figura 12.1.

Distribuição Estratigráfica

Os acritarcos aparecem pela primeira vez em sedimentos marinhos do Proterozoico (Rifeano) distribuindo-se até o Recente (figura 12.2). Surgem com formas esféricas, isoladas ou em cachos.

No Cambriano surgem formas espinhosas como *Acanthodiacrodium* e *Lophodiacrodium*. No Ordoviciano surgiram formas mais variadas como os gêneros *Lunilidia* e *Leiosphaeridia*. O Siluriano foi dominado pelos gêneros *Estiastra*, *Micrhystridium*, *Baltisphaeridium*, *Veryhachium*, *Domasia*, *Evittia*, *Leiofusa* e formas similares.

O Devoniano inicialmente detentor de ricas e variadas assembleias (*Polyedryxium*, *Maranhites*) apresentou no final do período um declínio em abundância e diversidade de formas. Esse declínio persistiu pelo Carbonífero, Permiano e Triássico. Entre os representantes do Carbonífero e Permiano estão *Veryhachium* e *Micrhystridium*; do Triássico *Staplinium* e *Baltisphaeridium*. Entre as formas características do Cretáceo encontram-se *Cirrifera* e *Wallodinium*; do Paleoceno e Eoceno os gêneros *Cymatiosphaera* e *Baltisphaeridium*.

Tappan (1980) menciona que embora os acritarcos ocorram até o Recente, o seu ponto alto foi no Paleozoico e demonstra que depois do Jurássico Inferior os acritarcos espinhosos são raros e sem importância, e, embora, as leiosferas e tasmanitídeos continuem até o presente, os acritarcos não desempenham um papel importante no fitoplâncton atual.

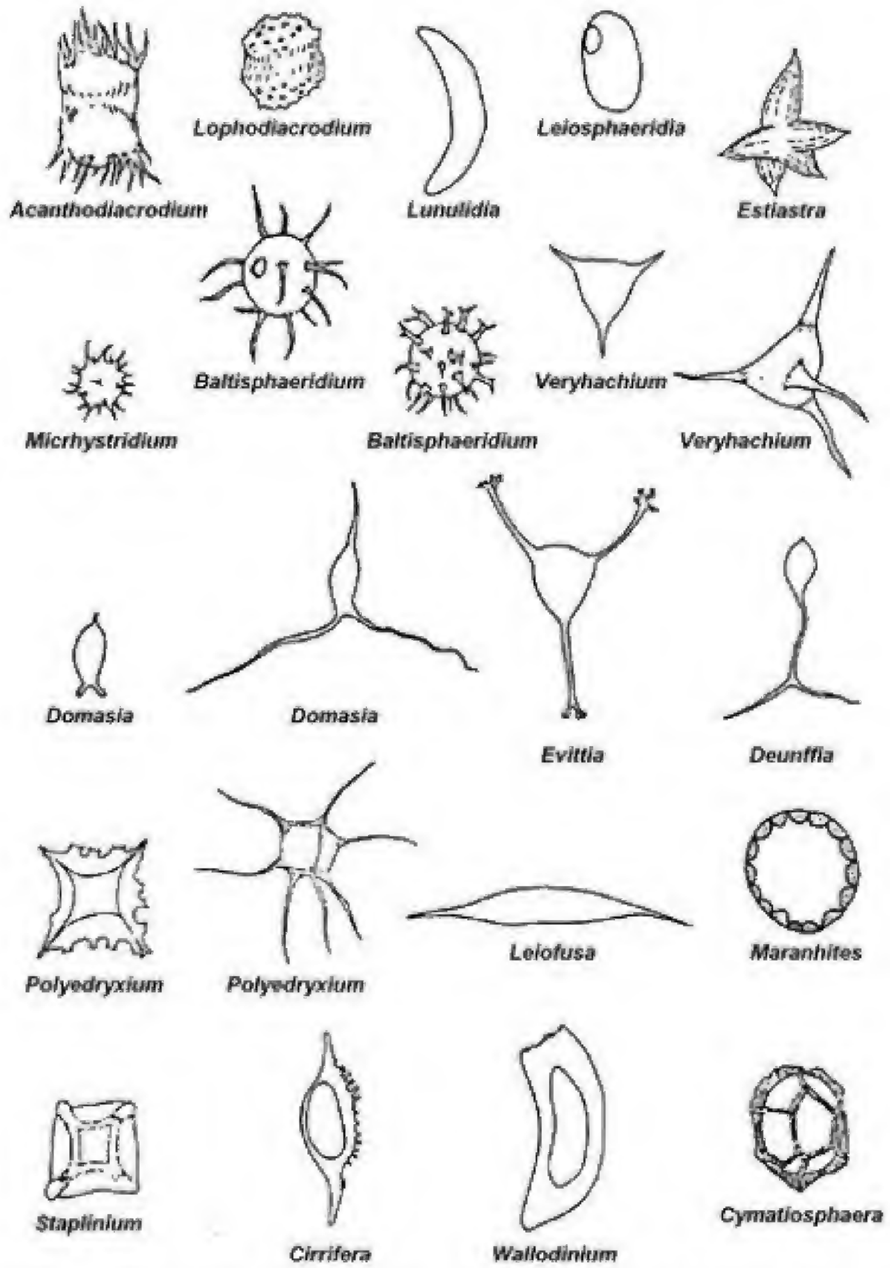


Figura 12.1 Principais tipos morfológicos de acritarcos com a indicação de sua principal ocorrência geocronológica: *Acanthodiacrodium* (Cambriano); *Lophodiacrodium* (Cambriano); *Lunulidia* (Ordoviciano); *Leiosphaeridia* (Ordoviciano); *Estriastra* (Siluriano); *Micrhystridium* (Siluriano); *Baltisphaeridium* (Siluriano); *Baltisphaeridium* (Siluriano); *Veryhachium* (Siluriano); *Veryhachium* (Siluriano); *Domasia* (Siluriano); *Domasia* (Siluriano); *Evittia* (Siluriano); *Deunffia* (Siluriano); *Leiofusa* (Siluriano); *Polyedryxium* (Devoniano); *Polyedryxium* (Devoniano); *Maranhites* (Devoniano); *Staplinium* (Triássico); *Cirrifera* (Cretáceo); *Wallodinium* (Cretáceo); *Cymatiosphaera* (Eoceno).

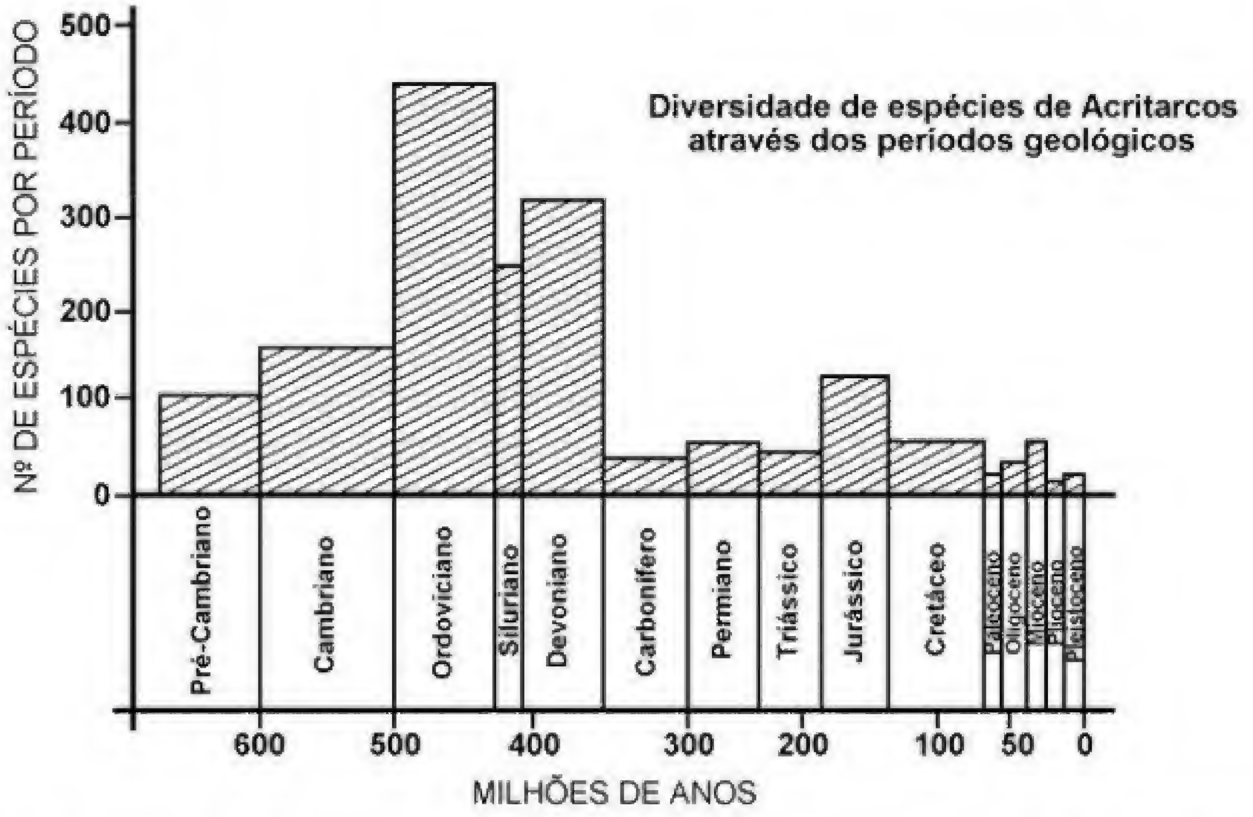


Figura 12.2 Diversidade das espécies de acritarcos através do tempo geológico, com escala em milhões de anos (baseado em Tappan, 1980).

No Brasil são excelentes guias para o Ordoviciano, Siluriano e Devoniano (figura 12.3). Entre as muitas ocorrências podem ser citadas:

ORDOVICIANO

Bacia dos Solimões: *Arkonia*, *Striatotheca*, *Focusphaera*, *Jandiatubaites*, *Polyedrina*, *Pirea*, *Veryhachium*, *Limaites*, *Protosphaeridium* e *Gorgonisphaeridium* (Quadros, 1986).

SILURIANO

Bacia do Parnaíba: *Veryhachium*, *Leiofusa*, *Eupoikilofusa* (Brito, 1965; Quadros, 1985).

Bacia do Amazonas: *Domasia*, *Deunffia*, *Baltisphaeridium*, *Dateriocradus*, *Oppitala*, *Pterospermopsis* e *Veryhachium* (Cardoso, 2002).

DEVONIANO

Bacia do Parnaíba: *Navifusa*, *Pseudolunilidia*, *Estiastra*, *Evittia*, *Veryhachium*, *Polyedryxium*, *Duvernaysphaera*, *Triangulina*, *Umbellasphaeridium*, *Leiofusa* e *Veliferites* (Brito, 1967b, c, 1969; Quadros, 1982).

Bacia do Amazonas: *Neoveryhachium*, *Veryhachium*, *Triangulina*, *Polyedryxium*, *Duvernaysphaera*, *Maranhites*, *Navifusa*, *Umbellasphaeridium* (Quadros, 1985).

Bacia do Paraná: *Cymatiosphaera*, *Dictyotidium*, *Duvernaysphaera*, *Polyedryxium*, *Pterospermella*, *Maranhites*, *Advenasphaeridium*, *Bimerga*, *Cordobesia*, *Crucidia*, *Estiastra*, *Evittia*, *Geron*, *Gorgonisphaeridium*, *Hapsidopalla*, *Leiofusa*, *Lunulidia*, *Multiplicisphaeridium*, *Navifusa* e *Umbellasphaeridium* (Oliveira, 1997; Quadros, 1999; Mauller *et alii*, 2009) (figura 12.4).

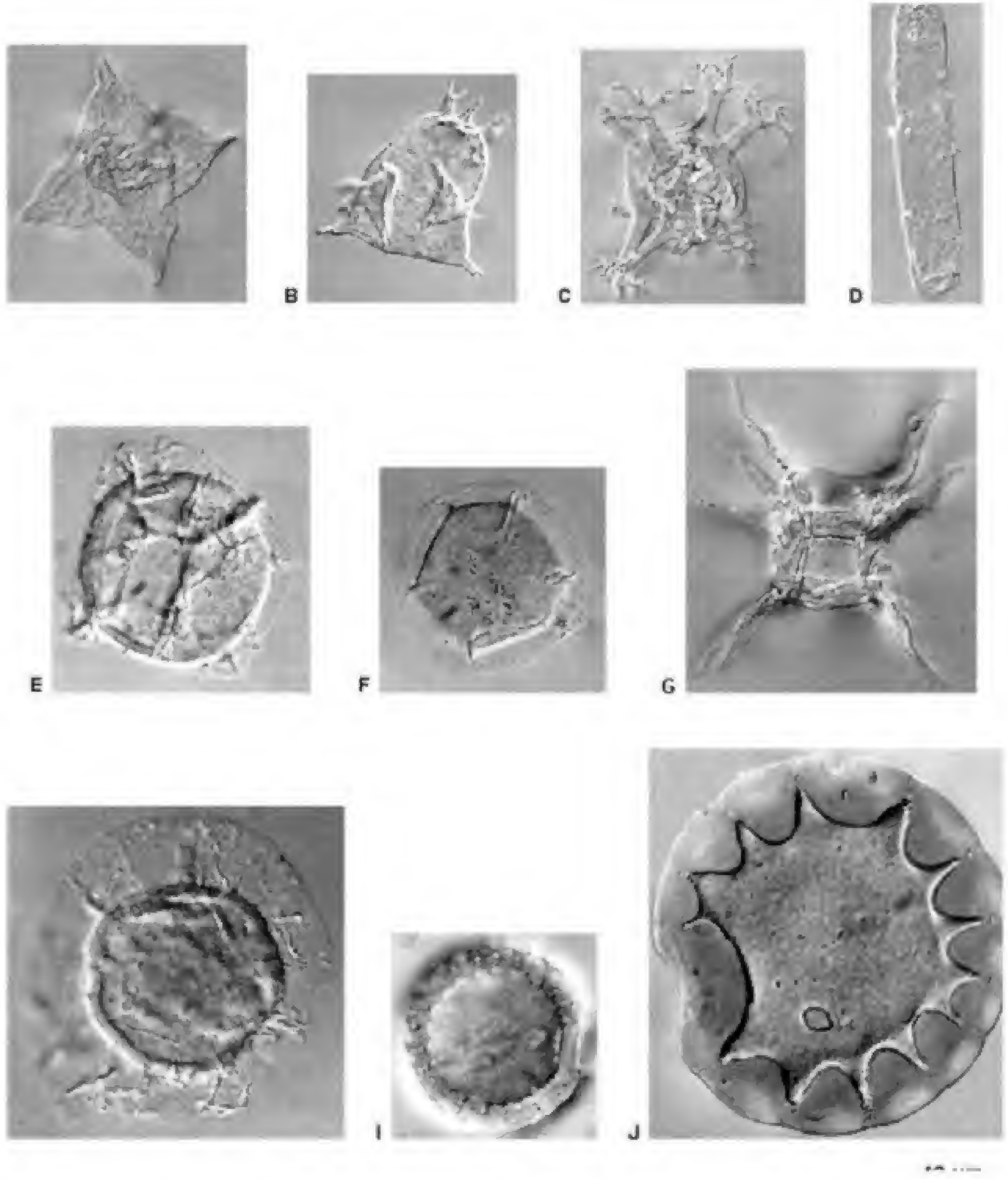


Figura 12.3 Acritarcos do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano do bacias paleozoicas brasileiras (modificado de Oliveira, 1997). (A) *Estiastra rhytidoa*. (B) *Evittia sommeri*. (C) *Multiplicisphaeridium ramusculosum*. (D) *Navifusa bacilum*. (E) *Cymatiosphaera winderi*. (F) *Duvernaysphaera tenuicingulata*. (G) *Polyedryxium pharaonis*. (H) *Pterospermella reticulata*. (I) *Maranhites brasiliensis*. (J) *Maranhites primus*.

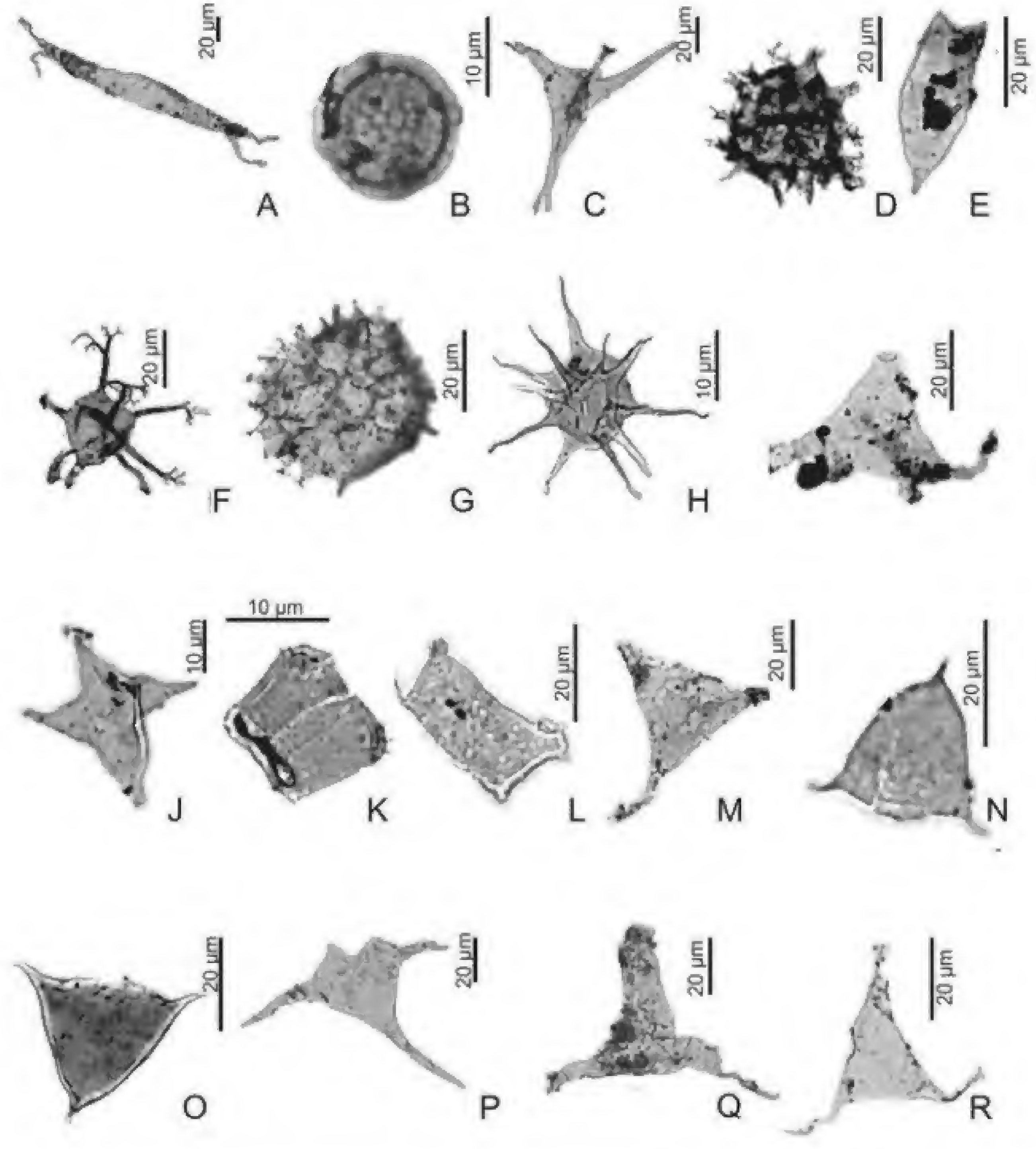


Figura 12.4 Acritarcos do Devoniano Inferior do Gondwana. Escala: traço = 20 um. (A) *Bimerga* sp. (B) *Cymatiosphaera multisepta*. (C) *Diexallophasis* sp. (D) *Evittia tappanae*. (E) *Leiofusa elenae*. (F) *Evittia cf. E. areolata*. (G) *Hapsidopalla sannemannii*. (H) *Micrhstridium stellatum*. (I) *Onodagella asymmetrica*. (J) *Palacanthus ledanoisii*. (K) *Schizocystia pilosa*. (L) *Schizocystia saharica*. (M) *Triangulina alargada*. (N) *Veryhachium downiei*.(O) *Veryhachium ?owensii*. (P) *Veryhachium rhomboidium*. (Q) *Veryhachium trispininflatum*. (R) *Veryhachium trisposum* (ilustrações segundo Mauller *et alii*, 2009).

Referências

BRITO, I. M. 1965. *Contribuição ao conhecimento dos microfósseis silurianos e devonianos da Bacia do Maranhão*. Notas Preliminares e Estudos DGM, DNPM, *129*. Rio de Janeiro, 29 p.

BRITO, I. M. 1967a. *Os Acritarcha*. Notas Preliminares e Estudos DGM, DNPM, *138*. Rio de Janeiro, 25 p.

BRITO, I. M. 1967b. Silurian and Devonian Acritarcha from Maranhão Basin, Brazil. *Micropaleontology*, *4*(13): 473-482.

BRITO, I. M. 1967c. Novo subgrupo de Acritarcha do Devoniano do Maranhão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *39*(1): 163-166.

BRITO, I. M. 1969. Un nouveau sous-groupe d'acritarche. *Boletim de Geologia*, UFRJ, *4*, p. 11-13.

CARDOSO, T. R. M. 2002. *Acritarcos silurianos da Bacia do Amazonas: Sistemática e Bioestratigrafia*. Programa de Pós-graduação em Geologia. Tese de Doutorado. Instituto de Geociências. UFRJ, 117 p.

CRAMER, F. H. 1968. *Geron*, an Acritarch Genus from the Silurian. *Bulletin de la Soc. Belge de Géologie*, *77*, p. 217-225.

CRAMER, F. H. 1970. Distribution of selected Silurian acritarchs. *Revista Española de Micropaleontologia*, nº extr., p. 1-203.

DEFLANDRE, G. 1947. Le problème des hystrichosphère. *Bulletin of the Institut Oceanographyc*, *918:* 1-23.

DEFLANDRE, G. 1962. Palynologie, micropaléontologie et sémantique. *Pollen et Spores*, *4*: 181-188.

DOWNIE, C. 1973. Observations on nature of acritarchs. *Palaeontology*, *16*: 239-259.

DOWNIE, C.; EVITT, W. R. & SARJEANT, A. S. 1963. Dinoflagellates, hystrichispheres and the classification of the acritarchs. Stanford University, *Publ. Geological Sciences*, *7*(3): 3-16.

DOWNIE, C.; WILLIAMS, D. & SARJEANT, A. S. 1961. Classifications of fossil microplancton. *Nature*, *192*(4801): 471.

EISENACK, A. 1938a. Hystrichospherideen und verwondtre Formen in baltischen Silur. *Zeitschriff fur Geschiebeforsch Flachlandgeol.*, *14*: 1-30.

EISENACK, A. 1938b. Neue Mikrofossilien aus dem baltischen Silurs IV. *Paläeontologisches Zeitschrift*, *19*: 217-243.

EISENACK, A. 1954. Hystrichospharen und andere mikrofossilien aus dem Beyrichiakalk. *Senckenbergiana Lethaea*, *36*: 157-188.

EISENACK, A. 1963a. Hystrichospharens. *Biological Review*, *38*:107-139.

EISENACK, A. 1963b. Sind die Hystrichospharen Zysten von Dinoflagellaten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, *5*: 225-231.

EISENACK, A. 1969. Zur sistematik einiger palaozoisshes Hystrichospharen (Acritarcha) des baltischen Gebietes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abh., *133*(3): 245-266.

EVITT, N. R. 1963. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystricospheres and acritarchs I, II. *Proceeding United States of Natural Academy Sciences*, *49*: 158-164.

GRAHN, Y.; MAULLER, P. M.; PEREIRA, E. & LOBOZIAK, S. 2010. Palynonostratigraphy of the Chapada Group and its significance in the Devonian stratigraphy of the Paraná Basin, south Brazil. *Journal os South American Earth Sciences*, *29*(2010): 354-370.

KLEMENT, K. W. 1960. Dinoflagellaten und Hystrichosphaeridien aus dem unteren und mittleren Malm Sud Westdentschlandes. *Palaeontographica Abt. B*, *144*: 1-104.

LOEBLICH, A. R. 1970. Morphology, ultrastructure and distribution of Paleozoic acritarchs. *Proceeding of the Natural American Paleontology Conv.* Chicago, 1969, pt. G, p. 705-788.

MADLER, K. A. 1968. Hystrichophyta and acritarchs. *Review of Paleobotany and Palynology*, 5: 285-290.

MAULLER, P. M.; GRAHN, Y. & CARDOSO, T. R. M. 2009. Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, South Brazil, and a revision of contemporary Chitinozoan biozones from the Western Godwana. *Stratigraphy*, *6*(4): 313-332.

OLIVEIRA, S. F. 1997. *Palinologia da Sequência Devoniana da Bacia do Paraná no Brasil, Paraguai e Uruguai: Implicações Biocronoestratigráficas, Paleoambientais e Paleogeográficas*. Tese de Doutorado, IG/USP, São Paulo, 232 p.

QUADROS, L. P. 1982. *Distribuição bioestratigráfica dos Chitinozoa e Acritarchae na Bacia do Parnaíba*. Petrobras, SINTEP, Rio de Janeiro, *12*, p. 1-76.

QUADROS, L. P. 1985. Natureza do contato entre as formações Trombetas e Maecuru (Bacia do Amazonas). DNPM, Brasília, *Série Geologia*, *27*, p. 435-441.

QUADROS, L. P. 1986. Ocorrência de Microfósseis (Acritarchae) Ordovicianos na sub-bacia do Alto Amazonas, Brasil. *Boletim Técnico da Petrobras, 29*(3): 181-191.

QUADROS, L. P. 1999. Silurian–Devonian acritarch assemblages from Paraná Basin: an update and correlation with Northern Brazilian basins. *Devonian palynostratigraphy in Western Gondwana update, problems and perspectives*. UERJ, Faculdade de Geologia, p. 105-125.

SARJEANT, W. A. S. 1961. The hystrichospheres. A review discussion. *Grana Palynologica, 2*: 101-111.

SARJEANT, W. A. S. & STANCLIFFE, R. P. W. 1994. The *Micrhystridium* and *Veryhachium* complexes (Acritarcha: *Acanthomorphitae* and *Polygonomorphitae*): a taxonomic reconsideration. *Micropaleontology, 40*(1): 1-77.

STAPLIN, F.; JANSONIUS, J. & POCOCK, S. A. J. 1965. Evaluation of some acritarchous hystrichosphere genera. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Abh., *123*(2): 67-201.

TAPPAN, H. 1968. Primary production, isotopes, extinction and the atmosphere. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology, 4*: 187-201.

TAPPAN, H. 1980. The Paleobiology of plant protist. San Francisco N.H., Freeman and Co., 977 p.

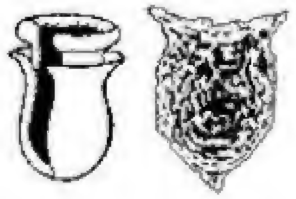
TAPPAN, H. & LOEBLICH, A. R. 1971. Surface sculptures in wall in Lower paleozoic acritarchs. *Micropaleontology, 17*: 385-410.

WICANDER, E. R. 1974. Upper Devonian Mississipian acritarchs and prasinophycean algae from Oh io, USA. *Palaeontograhpica* Abt. B, *148*, p. 9-43.

13

TINTINÍDEOS E CALPIONELÍDEOS

Maria Dolores Wanderley



Os tintinídeos são protistas ciliados que possuem uma carapaça orgânica, muito delicada, constituída de proteínas e polissacarídeos, que pode ser reforçada pela aglutinação de pequenas partículas como cocolitos ou frústulas de diatomáceas. O tamanho da maioria varia de 120 a 200 µm, sendo os únicos representantes dos protistas ciliados que possuem interesse geológico.

Kamiyama & Ling (1984) afirmam que os tintinídeos são capazes de escolher a espécie de cocolitoforídeo para construir sua lórica. Neste grupo, a questão da aglutinação parece ser controlada pela atividade biológica e não apenas por uma função passiva e dependente da associação de cocolitoforídeos disponíveis na vizinhança imediata.

A maioria vive na zona fótica dos oceanos polares se alimentando do nanoplâncton fotossintetizante e nos oceanos tropicais e temperados, onde raramente são abundantes. Habitam também estuários e lagos e das 840 espécies conhecidas apenas 10 são de água doce. Em muitas amostras de tintinídeos atuais, o protoplasma do indivíduo dificilmente pode ser observado, pois é decomposto logo após a morte do organismo.

Fernandes (2004) registrou 23 novas ocorrências para as águas brasileiras tropicais e subtropicais. Encontrou associações neríticas e oceânicas nas quais os tintinídeos mais comuns são *Tintinnops* spp., *Cadonellopsis* spp., *Favella ehremberg*, entre outros.

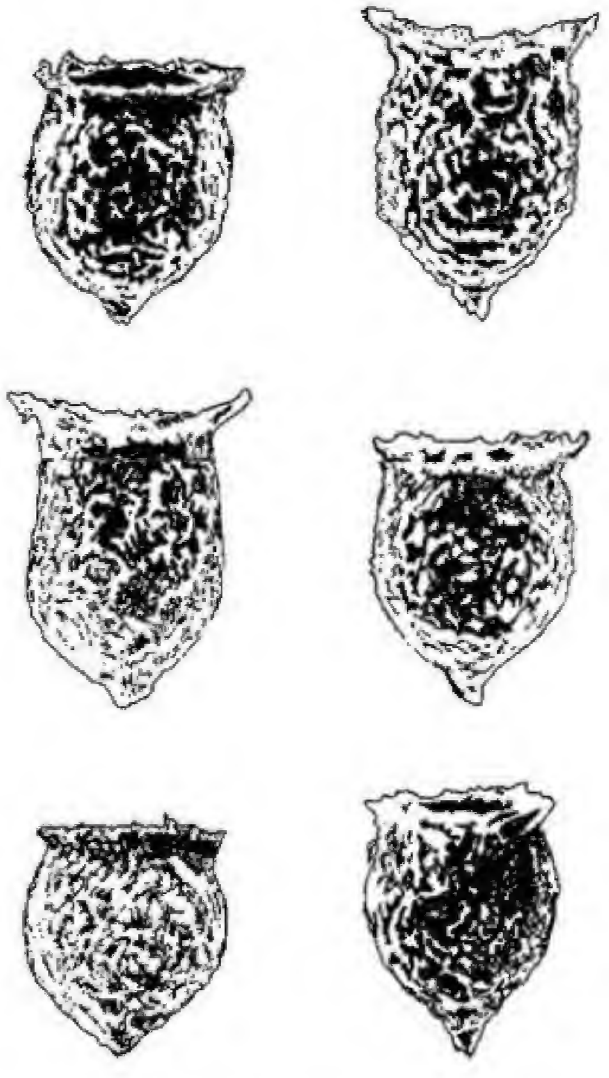
Podem apresentar *en*quistamento, o que corresponde a um período em que os processos vitais do organismo ficam praticamente nulos e estes vão para o fundo do corpo aquoso. Tal fenômeno geralmente ocorre em condições adversas do meio. Quando as condições do ambiente se tornam favoráveis, ocorre o *ex*cistamento ou retorno à plena atividade vital.

Kamiyama *et alii* (1995) monitoraram o processo de *ex*cistamento de tintinídeos, encubando amostras de sedimento em água do mar filtrada e expondo-as à luz em diferentes profundidades. Eles observaram que o processo de *ex*cistamento é mais efetivo na parte da coluna d'água onde há uma maior intensidade luminosa, sugerindo influência nesse processo de fatores como profundidade, turbidez dos sedimentos mais superficiais e mistura vertical das águas.

Morfologia

A carapaça dos tintinídeos, também conhecida como lórica, apresenta forma variada, podendo ser globular, cônica, em forma de sino ou em forma de garrafa. Possui uma abertura na região oral e, na maioria das espécies, apresenta uma região aboral (oposta à oral) fechada. A morfologia dos tintinídeos fósseis é concebida a partir da observação de seções da lórica em lâminas delgadas. Estas seções, aleatoriamente orientadas, são posteriormente reconstituídas tridimensionalmente.

Geralmente, a lórica apresenta escultura em forma de espinhos, costelas, sulcos longitudinais, transversais, espiralados ou ainda, padrões reticulados ou fenestrados (figura 13.1).



Tintinopsis fimbriata

Figura 13.1 *Tintinopsis fimbriata*, tintinídeo vivente típico de ambientes proximais apresentando diferentes morfologias (modificado de Echols & Fowler, 1973).

Classificação

Brasier (1980) classifica os tintinídeos no reino Protista, filo Ciliophora, classe Ciliata, ordem Spirotrichida, subordem Tintinnina.

A taxonomia é baseada na forma, composição, estrutura da parede e escultura da lórica.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os tintinídeos são registrados em estratos do Cambriano, Carbonífero, Permiano, Cretáceo Superior, Paleoceno, Mioceno e Plioceno (Tappan & Loeblich Jr., 1968). Algumas espécies com testa orgânica semelhantes a calpionelídeos, presentes no Siluriano, Triássico, Jurássico e Cretáceo, são possíveis tintinídeos fósseis (Visscher, 1970).

Ocorrem também no Holoceno, na zona fótica de todos os mares e oceanos onde em geral não são muito abundantes. Na Antártica ocorrem em grande quantidade sendo superados apenas pelas diatomáceas. Sassi & Melo (1986) estudaram o plâncton de águas superficiais da Antártica e registraram a presença de 13 espécies.

Aplicações

A sensibilidade dos tintinídeos à temperatura e salinidade permitiu o agrupamento de associações típicas de mares ártico, antártico, temperado, subtropical e tropical indicadoras de paleotemperatura.

Segundo Rehákovā & Michalik (1997) os calpionelídeos são os constituintes mais característicos do microplâncton do Cretáceo Inferior Tehiano.

Além de oceanos e mares, existem formas que habitam estuários e lagos com um total de 10 espécies vivendo em águas doces. Echols & Fowler (1973) têm investigado o potencial que algumas espécies de águas salobras apresentam para estudos de paleossalinidade e de ambientes marinhos proximais.

Referências

BRASIER, M. D. 1980. *Microfossils*. George Allen & Unwin, London, 193 p.

ECHOLS, R. J. & FOWLER, G. A. 1973. Agglutinated tintinnid loricae from some Recent and late Pleistocene shelf sediments. *Micropaleontology*, *19*: 431-443.

FERNANDES, L. F. 2004. Tintininos (Ciliophora, Tintinnina) de águas subtropicais na Região Sudeste-Sul do Brasil. II. Famílias Dictyocystidae, Rhabdonellidae, Tintinnidae e Xystonellidae. *Revista Brasileira de Zoologia*, *21*(3): 605-628.

KAMIYAMA, T. & LING, H. Y. 1984. Particle seletivity of pelagic tintinnid agglutination. *Marine Micropaleontology*, *9*: 87-92.

KAMIYAMA, T.; ITAKURA, S. & NAGASAKI, K. 1995. Effects of irradiance on excystment of tintinnids from marine sediments. *Journal of Oceanography*, *51*(5): 615-618.

SASSI, R. & MELO, G. N. 1986. Tintinnina (Protozoa-Ciliophora-Oligothichida) from the First Brazilian Expedition to the Antartic. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(1): 63-83.

TAPPAN, H. & LOEBLICH Jr., A. R. 1968. Lorica composition of modern and fossil tintinnida (Ciliate Protozoa), systematics, geological distribution and some new Tertiary *taxa*. *Journal of Paleontology*, *42*: 1.378-1.394.

VISSCHER, H. 1970. On the occurrence of chitinoid loricas of Tintinnids in an early Triassic palynological assemblage from Kingscourt, Ireland. *Geogical Survey of Ireland Bulletin*, *1*: 61-64.

Calpionelídeos

Ao estudar as rochas calcárias do Jurássico dos Alpes, Lorenz (1902) notou a presença de diminutos organismos com uma carapaça calcária, axialmente simétrica, com forma semelhante a um sino e tamanho em torno de 0,05 µm. O autor citado denominou estes micro-organismos de *Calpionella* e considerou-os como foraminíferos devido à sua semelhança superficial com os uniloculares da família Lagenidae.

Posteriormente, outros autores encontraram diferentes formas fósseis que guardam relações morfológicas com os *Calpionella*, na Espanha, nas ilhas Baleares ao Norte da África, nos Alpes, nos Cárpatos, Crimea, Córsega, Cáucaso e Himalaia, sempre em calcários de textura muito fina, limitados ao Jurássico Superior e Cretáceo Inferior (Palacio & Bermudez, 1963). Sabe-se hoje que seu tamanho varia de 40 a 150?m e estão distribuídos mundialmente em rochas hemipelágicas do cinturão tetiano, sendo os únicos fósseis que permitem um zoneamento biocronológico tão preciso quanto o dos amonitas.

Não existem calpionelídeos atuais e sua posição sistemática é incerta. Alguns autores os relacionam aos tintinídeos, que são microfósseis orgânicos, o que resultou em muita confusão.

A composição química das carapaças tem sido objeto de discussão. Alguns autores acreditam que eram orgânicas e foram substituídas por calcita no processo de fossilização, outros creem que eram originalmente calcários com a propriedade de aglutinar partículas exógenas com as quais reforçavam as carapaças, como em alguns tintinídeos atuais.

Morfologia

A testa dos calpionelídeos, também chamada de lórica, possui geralmente forma de sino, com um colar, normalmente sem escultura e com abertura. A abertura, situada na região oral, é sempre grande e o colar, também oral, apresenta forma variada e estrutura interna que pode ser diferente da parede da lórica. Em seções delgadas, a lórica aparece geralmente transparente (hialina) ou algumas vezes microgranular, opaca e amarronzada.

Como são estudados em lâminas delgadas, sua morfologia é concebida geralmente a partir de reconstituições de partes da carapaça vistas em seções (figura 13.2).

Classificação

Os calpionelídeos são considerados por Brasier (1980) como tintinídeos fósseis, devido à semelhança da forma de suas carapaças com as carapaças destes micro-organismos. Apesar dos tintinídeos atuais não possuírem testas mineralizadas, alguns autores argumentam que ao se fossilizarem, estes organismos teriam sofrido mineralização do esqueleto.

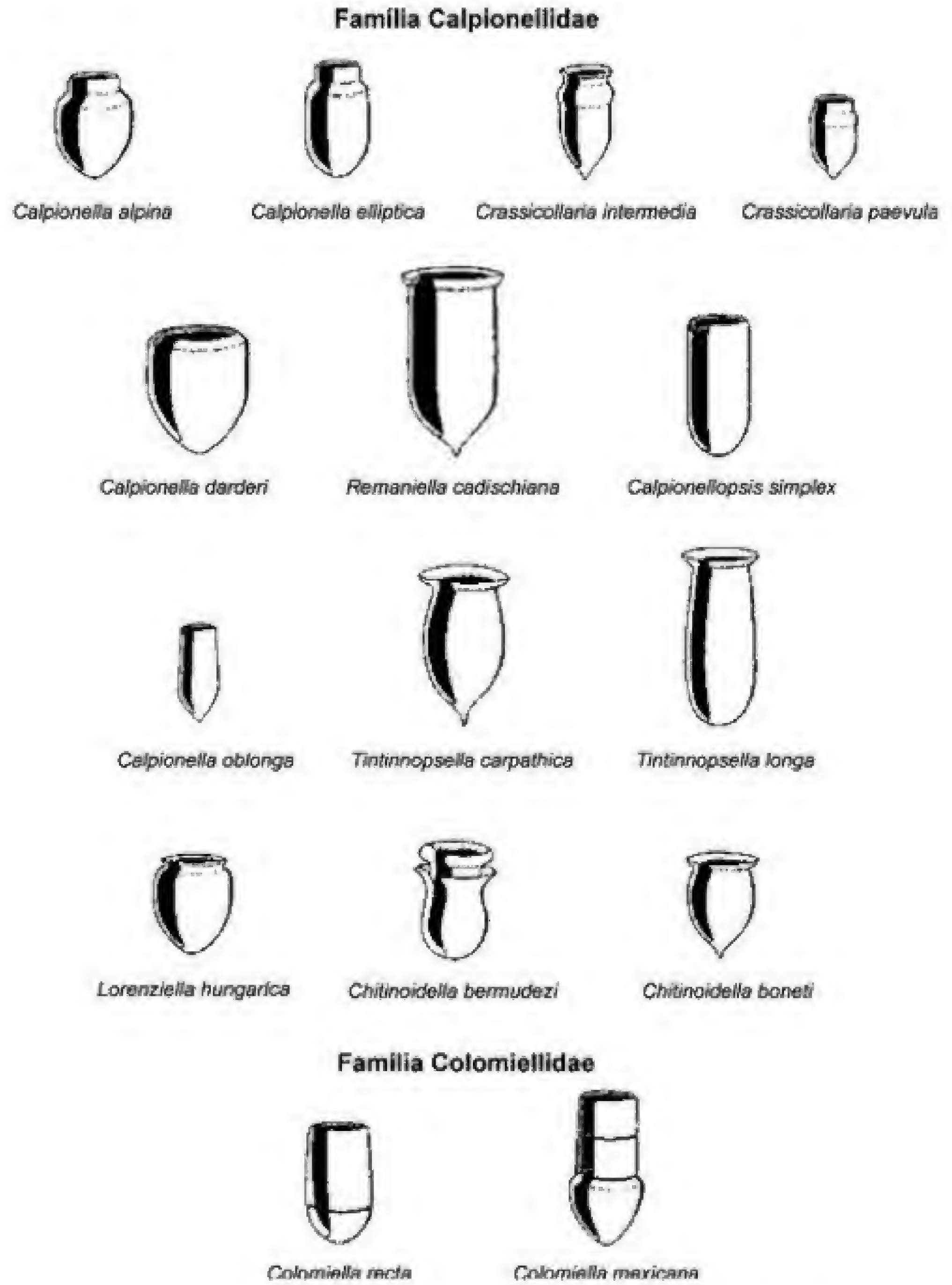

Família Calpionellidae
Calpionella alpina
Calpionella elliptica
Crassicollaria intermedia
Crassicollaria paevula
Calpionella darderi
Remaniella cadischiana
Calpionellopsis simplex
Calpionella oblonga
Tintinnopsella carpathica
Tintinnopsella longa
Lorenziella hungarica
Chitinoidella bermudezi
Chitinoidella boneti
Família Colomiellidae
Colomiella recta
Colomiella mexicana

Figura 13.2 Reconstituições de calpionelídeos a partir de diferentes seções da lórica (Remane, 1978).

A grande maioria das formas consideradas calpionelídeos possui testa mineralizada de natureza primária, que estavam, possivelmente, em contato direto com a célula viva na maior parte da sua superfície (Remane, 1978), o que não ocorre com os tintinídeos. Este fato indica que a mineralização das testas, possivelmente, não seria decorrente de processo de fossilização.

Os motivos acima mencionados levaram Remane (1978) a propor classificá-los como *incertae sedis*, agrupando-os na superfamília Calpionellidea com duas famílias: Calpionellidae e Colomiellidae.

A superfamília Calpionellidea é definida como organismos com lórica calcítica de simetria axial, com abertura oral sempre grande, circundada por colar oral de forma variada, cuja estrutura interna pode ser diferente da estrutura da parede da lórica.

A principal diferença entre as famílias Calpionellidae e Colomiellidae é que nestes, o colar é sempre mais longo que a lórica e pode ser constituído de várias peças separadas por finas suturas.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeográfica

Os calpionelídeos são encontrados tipicamente em sedimentos pelágicos finos (depósitos de mar profundo) do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior. O grupo tem distribuição paleogeográfica muito ampla ocorrendo na província tetiana, desde o México, Cuba até o Iraque. Estão presentes no Cáucaso, Alpes, Apeninos, sul da França, Argélia, Tunísia e nas montanhas Bálticas da Espanha.

Aplicações

Os calpionelídeos apresentam curta distribuição temporal, e ampla distribuição geográfica, sendo portanto, bons indicadores biocronoestratigráficos. São úteis na correlação de estratos, principalmente os da província tetiana.

Embora sejam organismos extintos, seu hábitat e hábito podem ser reconstituídos, pois ocorrem tipicamente em calcários muito finos, margosos, pobres em fósseis bentônicos e ricos em fósseis planctônicos como radiolários e nanofósseis. Isto indica serem microorganismos marinhos e planctônicos.

Referências

BRASIER, M. D. 1980. *Microfossils*. George Allen & Unwin (Publishers) Ltda. London, 193 p.

LORENZ, T. 1902. Geologische Studien im Grenzgebiet zwischen helvetischer und ostalpiner Fazies. II. Die sudlich Rhatikon. *Ber. Natufor. Ges. Freiburg*, 12, p. 34-95, pl. 9.

PALACIO, F. C. R. & BERMUDEZ, P. J.1963. *Micropaleontologia General*. Gráficas Condal – Ediciones GEA, Barcelona, 808 p.

REHÁKOVÁ, D. & MICHALIK, J. 1997. Evolution and distribution of calpionellids – The most characteristic constituents of Lower Cretaceous Tehyan microplankton. *Cretaceous Research*, *18*(3): 493-504.

REMANE, J. 1978. Calpionellids. *In*: HAQ, B.U. & BOERSMA, A. (eds.). *Introduction to Marine Micropaleontology*. New York. Amsterdam. Oxford. Elsevier Biomedical, p. 161-170.

14

MICROPALEONTOLOGIA E INTERPRETAÇÕES PALEOAMBIENTAIS

Rogério Loureiro Antunes

Pacífico
África
Índico
Antártica

Nos capítulos anteriores, foram abordados vários tópicos relativos aos principais grupos microfósseis. De uma forma ou de outra, foi mostrado que todos esses grupos, dependendo da situação, podem prestar auxílio na compreensão da história evolutiva das bacias sedimentares. Quer em datações de rochas sedimentares (bioestratigrafia), quer em interpretações de ambientes antigos (paleoambientes), os estudos micropaleontológicos têm cumprido um papel bastante significativo na Geologia Sedimentar. Não desprezando o arcabouço teórico, os assuntos tratados objetivaram ilustrar situações práticas e como a informação micropaleontológica pode auxiliar nas correlações e determinações geológicas.

No presente capítulo, a tônica será a mesma, porém com uma abordagem mais prática, voltada principalmente para a Geologia do Petróleo. Pretende-se, agora, discorrer, sinteticamente, como alguns grupos microfósseis podem auxiliar no reconhecimento e caracterização de ambientes antigos e como estes ambientes podem ter variado no transcorrer do tempo geológico. Fala-se, portanto, em Interpretações Paleoambientais e em Paleoecologia, ramo da Paleontologia que objetiva estudar as relações existentes entre os organismos fósseis e os ambientes em que viveram.

Com estas informações (idade e paleoambiente) devidamente obtidas, a micropaleontologia encerra plenamente a sua contribuição no que se relaciona ao objetivo maior da Estratigrafia, que é entender as condições ambientais originais de acumulação dos depósitos para elucidar a sua história geológica. Deve ser observado que no termo história já se encontra embutido o conceito do tempo geológico. Neste capítulo, portanto, a ênfase será sobre a utilização dos microfósseis em investigações e interpretações paleoambientais. Serão ainda resumidamente comentados como os aspectos micropaleontológicos podem auxiliar nas análises das bacias sob a óptica da **Estratigrafia de Sequências**.

Não serão abordados todos os grupos microfósseis, mas apenas aqueles tradicionalmente mais empregados na Geologia do Petróleo e, em especial, na geologia das bacias marginais brasileiras. Textos com discussões semelhantes podem ser obtidos com a consulta aos trabalhos de Mendes (1984, 1988), Dias-Brito (1989), Antunes & Melo (2001), Antunes (2003), entre outros.

A Premissa e os Objetivos dos Estudos Paleoecológicos

Se não estiverem retrabalhados ou forem resultados de intromissões, a presença de microfósseis em rochas sedimentares de granulometria fina (os pelitos ou lutitos) comprova a existência e atuação da vida durante a deposição dos sedimentos. Assim, esta presença, por si só, poderá ser indicativa das condições ambientais de um determinado sítio, quando a sedimentação se processava, já que as formas de vida variam de acordo com o ambiente. As características de uma biota lacustre são diferentes daquelas de uma biota marinha. Do mesmo modo, as características de uma associação de microfósseis que habitava a região da **plataforma continental (= ambiente nerítico)** são diferentes das associações encontradas no talude **marinho (= ambiente batial)** ou nas regiões abissais.

Como fica claro, para que os estudos de natureza paleoecológica tenham êxito, reveste-se de extrema importância o conhecimento dos hábitos de vida dos táxons fósseis e das características paleoambientais necessárias à sua presença e/ou ocorrência nos depósitos sedimentares. Tendo-se este conhecimento, a tarefa de identificação dos ambientes antigos torna-se bastante viável. Neste ponto cabe a pergunta: mas como conhecer as características ambientais do passado que suportavam a presença e/ou ocorrência de determinados tipos de vida que hoje compõem o registro microfóssil das rochas? A resposta encontra-se no **Princípio do Atualismo** ("presente é a chave do passado"). Deste modo, buscam-se similaridades, principalmente morfológicas (morfofuncionais), entre as associações fósseis e as associações atuais. É admitido, a partir do Atualismo, que as condições ambientais do passado, que suportavam a existência das associações fósseis, eram mais ou menos semelhantes às condições atuais, onde as associações modernas e morfologicamente semelhantes às fósseis são observadas. A partir dessas comparações e de outras evidências indiretas, a paleoecologia objetiva estimar o maior número possível de parâmetros que caracterizavam os ambientes antigos (Mendes, 1988).

Neste contexto, estudam-se as associações fósseis objetivando-se reconhecer os ambientes de acumulação sedimentar e como estes variaram durante o tempo geológico. Tais variações são verificadas a partir de mudanças das características das associações microfósseis apresentadas ao longo das seções (poços). Deste modo, todas as informações passíveis de serem obtidas são pertinentes. A disponibilidade de Oxigênio, de nutrientes, o grau de salinidade das águas do corpo aquoso que abrigava a bacia, se o clima era quente ou frio quando da deposição de um intervalo sedimentar, entre outros aspectos, são informações que vão compor o cenário do passado auxiliando a entendê-lo de modo lógico e coerente. Nesta mesma linha, os estudos paleoambientais permitem o reconhecimento, nas seções, de *trends* transgressivos e regressivos. Dependendo do grupo microfóssil, permitem, ainda, a elaboração de curvas paleobatimétricas, que expressam as variações de profundidade deposicional que um ponto da bacia (onde se localiza um poço) experimentou com o passar do tempo. Mapas paleogeográficos e/ou paleobatimétricos podem também ser elaborados.

Microfósseis em Estudos Paleoambientais

A. Foraminíferos

São protistas, predominantemente marinhos, embora atualmente sejam reconhecidas algumas espécies que habitam corpos de água doce. No registro fóssil são observadas as carapaças (testas) destes micro-organismos que, na maioria das vezes, possuem composição carbonática ($CaCO_3$). Durante o ciclo de vida, os foraminíferos secretam esta carapaça e a mesma dispõe-se revestindo as partes moles do organismo, isolando-as do meio externo. Outros, formas mais primitivas, não apresentam esta faculdade de secretar a carapaça e a constroem capturando partículas sedimentares do meio. São conhecidos como **foraminíferos aglutinantes**. Nestes casos, a carapaça pode ter composição carbonática ou silicosa, principalmente.

Há foraminíferos que apresentam hábito planctônico (flutuam na coluna d'água) e há foraminíferos que possuem hábito bentônico (vivem presos ao substrato). O reconhecimento do hábito nos exemplares fósseis pode ser feito observando-se a carapaça. Geralmente os planctônicos possuem carapaça bastante inflada, com câmaras mais esféricas, o que facilita a flutuação. Favorecendo o hábito planctônico, a carapaça tem parede mais fina, muitas vezes hialina. Os bentônicos, por sua vez, possuem carapaças com parede mais espessa e as câmaras não são tão infladas, já

que não necessitam flutuar. **Os aglutinantes apresentam hábito bentônico.**

As formas planctônicas são encontradas com maior abundância em depósitos de águas profundas (ambientes batiais – talude), onde a energia do meio (energia cinética das águas) é praticamente nula, permitindo, assim, que estas partículas sejam depositadas, após a morte e queda do organismo para o fundo oceânico. Aquelas de natureza bentônica, por outro lado, ocorrem preferencialmente (com maior abundância) nas regiões neríticas (plataformas), tornando-se mais escassas nos ambientes transicionais e batiais. Abaixo da CCCD (zona de compensação do carbonato de cálcio) as águas marinhas possuem menor quantidade de carbonato em solução e as carapaças e outras partículas com esta composição tendem a ser dissolvidas. Nestas regiões bem profundas, em geral com mais de 4 000 m de lâmina d'água, apenas as formas aglutinantes são observadas e certamente não apresentam composição carbonática.

Pode-se dizer que, grosso modo, há uma distribuição inversa entre organismos planctônicos e bentônicos. Onde os planctônicos são mais abundantes, os bentônicos são mais escassos e vice-versa. Os aglutinantes, por serem formas mais primárias, suportando, assim, condições mais inóspitas, tornam-se relativamente mais abundantes nos domínios mais estressantes, em face da inexistência ou escassez dos outros tipos.

Os foraminíferos planctônicos, flutuando na parte superior das águas marinhas, ficam ao sabor das correntes marinhas e são dispersos por quase todos os oceanos, adquirindo, portanto, um caráter mais **cosmopolita**. Não obstante, estudos têm demonstrado que muitas espécies fósseis e atuais apresentam ocorrência e maior concentração em determinadas faixas latitudinais (provincialismo). Em face dessa maior dispersão nos oceanos, as formas planctônicas são mais empregadas nos estudos de datação das rochas sedimentares (bioestratigrafia).

Os foraminíferos bentônicos, por outro lado, se prestam principalmente para estudos paleoambientais, uma vez que suas ocorrências são nitidamente controladas por certos parâmetros tais como espessura da lâmina d'água (profundidade), salinidade, disponibilidade de nutrientes, disponibilidade de oxigênio, entre outros. Deste modo, o estudo das variações das associações bentônicas, ao longo de uma seção, poderá fornecer, entre outros aspectos, informações valiosas acerca das variações da lâmina d'água (paleobatimetria), durante a deposição dos sedimentos. Estas informações vão consubstanciar a elaboração de curvas e mapas paleobatimétricos.

Os registros mais antigos dos foraminíferos datam do Paleozoico (Cambriano) e são representados por foraminíferos aglutinantes. Os bentônicos que secretam carapaça surgiram no Siluriano. Finalmente, os planctônicos, mais novos, são registrados somente a partir do Mesojurássico. É oportuno comentar que, de acordo com Hart *et alii* (2002), os primeiros planctônicos derivaram-se de formas bentônicas, em face de um evento anóxico ocorrido no Toarciano (idade do Jurássico inicial). Deste modo, esta perturbação ambiental, tornando o fundo dos mares deficientes em oxigênio, seria a principal causa para o desenvolvimento do hábito planctônico, pelos foraminíferos.

B. Nanofósseis Calcários

Sob esta designação encontram-se as menores partículas carbonáticas de natureza fóssil. Assim, no estrito senso do termo, os nanofósseis calcários não representam um grupo filogenético. Ao contrário, sua definição é meramente granulométrica referindo-se a todas as partículas fósseis de composição carbonática, que possuem tamanho inferior ou igual a 62 µm (micrômetros). Na prática, contudo, é extremante difícil encontrar nanofósseis com dimensões superiores a 30 µm (micrômetros). No registro fóssil e atual do nanoplâncton calcário são observados cocólitos, espículas de ascídias e cistos de dinoflagelados calcários (toracosferas), principalmente. Além destes, e exclusivamente no registro fóssil, são registradas também uma série de outras formas de origem desconhecida (*Incertae sedis*), uma vez que não possuem representantes atuais.

Os cocólitos são provenientes da desagregação do envoltório de certas algas planctônicas conhecidas como cocolitoforídeos. Constantemente, estes envoltórios também são observados no estudo do paleonanoplâncton e são denominados de **cocosferas**. Por estarem sempre associadas aos cocólitos, considera-se que as formas de origem desconhecida também possuíam hábito planctônico.

A distribuição paleoambiental dos nanofósseis é bem semelhante à dos foraminíferos planctônicos. Assim, sua presença abundante em depósitos marinhos é indicativa de deposição em águas profundas, acima da CCCD. Com origem comprovada no Triássico terminal, o paleonanoplâncton tem aplicação principal em estudos de datação de rochas sedimentares (bioestratigrafia). Atualmente, pode-se afirmar, este é o grupo fóssil mais empregado para este tipo de análise em depósitos mesocenozoicos marinhos, pelas empresas de petróleo. Esta franca aplicação deve-se ao baixo custo de processamento e análise das amostras.

Num enfoque mais acadêmico, os nanofósseis calcários também se prestam para pesquisas paleoceanográficas. Tais investigações objetivam o estudo da história de evolução dos oceanos. Assim, a partir da variação de abundância do conteúdo nanofossilífero (variações absoluta) e da variação da frequência dos táxons, ao longo de uma seção sedimentar marinha, várias interpretações podem ser obtidas com relação às características de mudanças das massas d'água oceânicas do passado. Tais mudanças podem estar relacionadas, às variações da profundidade da CCCD, da nutriclina, produtividade orgânica, termoclina, salinidade, entre outros aspectos. Informações deste tipo, também obtidas por outros grupos microfósseis (foraminíferos, radiolários, entre outros) e por outros tipos de investigações (geoquímica), podem compor a base de dados para os estudos paleogeográficos. Sob a designação de nanofósseis calcários encontra-se o grupo fóssil mais abundante do planeta. Mais informações a respeito destas plaquetas orgânicas podem ser obtidas em Antunes (1997).

C. Ostracodes

São microcrustáceos aquáticos, bivalves e a testa apresenta composição carbonática. Tal como no registro fóssil, os representantes atuais habitam ambientes marinhos e não marinhos. Quanto ao hábito, podem ser bentônicos, planctônicos ou necto-bentônicos (algumas espécies têm capacidade de locomoção, deslocando-se no corpo aquoso). Os ostracodes planctônicos são mais raros do que os bentônicos e são preferencialmente encontrados nos ambientes marinhos (nerítico a batial). Os bentônicos, ao contrário, habitam os corpos aquosos marinhos e terrestres (especialmente os lagos). Na medida em que a profundidade se torna maior, nos ambientes marinhos, sua presença torna-se mais escassa, como nos ambientes batiais.

Geralmente, no registro fóssil, as valvas dos ostracodes encontram-se desarticuladas e a identificação das espécies (classificação taxonômica) é realizada a partir da metade da carapaça. Todavia, em situações especiais, as valvas podem ocorrer articuladas (carapaça inteira). Nestes casos, tais achados podem indicar morte súbita da comunidade, decorrente, por exemplo, de um rápido soterramento em face da atuação de um fluxo denso. Quando este soterramento ocorreu em situações oxigenadas (aeróbicas), no interior da carapaça observa-se carbonato de cálcio precipitado e a associação apresenta alta diversidade. Além disso, as carapaças geralmente mostram-se bem calcificadas e ornamentadas. Eventos de deficiência de oxigênio (anoxia) também podem promover a morte da comunidade sem que as valvas sejam desarticuladas. Nestes casos, o interior da carapaça pode ser preenchido por pirita (sulfeto de ferro). Em situações anóxicas, a associação apresenta baixa diversidade (podendo ser monoespecífica) com carapaças lisas e delgadas. Mais detalhes a respeito destas questões podem ser vistos em Guzzo (1997).

Para as bacias brasileiras, a grande aplicação dos ostracodes encontra-se na datação de sedimentos não marinhos, em especial aqueles relacionados aos estágios iniciais da fragmentação do Gondwana (fase *rift*). Como se sabe, antes da formação e instalação de parte do Oceano Atlântico Sul, com a separação dos continentes sul-americano e africano, principalmente nos tempos eocretáceos, houve a implantação de vários lagos que em parte foram colonizados pelos ostracodes. Assim, muitas das correlações cronoestratigráficas, que permitem entender a evolução e a sedimentação destes lagos antigos, encontram-se calcadas a partir das associações destes micro-organismos fósseis. O estudo dos ostracodes, portanto, tem prestado inestimável valor ao entendimento evolutivo das bacias marginais brasileiras durante o Eocretáceo, propiciando correlações de extremo detalhe. A origem destes estudos deu-se na Bacia do Recôncavo, cujo conteúdo microfossilífero de ostracodes é de excelente qualidade. Talvez, a Bacia do Recôncavo, seja a melhor região do mundo para o estudo destes microfósseis (Jarbas Vicente P. Guzzo, comunicação verbal).

Os ostracodes sugiram no Cambro–Ordoviciano e passaram a colonizar os ambientes não marinhos a partir do Devoniano/Carbonífero, período em que o grupo teve o seu apogeu. Outras informações a respeito deste grupo fóssil podem ser vistas em Guzzo (1997).

D. Palinomorfos

Genericamente este termo refere-se a qualquer partícula microscópica que tenha origem e composição orgânica (esporopolenina e substâncias quitinoides, principalmente) e cujas feições morfológicas permitam uma classificação taxonômica. Os palinomorfos podem pertencer a vários grupos filogenéticos dentre os quais se destacam os miósporos (esporos e grãos de pólen), cistos de dinoflagelados, acritarcas, palinoforaminíferos (foraminíferos de testa quitinosa), quitinozoários e escolecodontes, entre outros. Dos grupos mencionados, os miósporos são de origem continental principalmente (alóctones – de fora da bacia); os demais têm origem marinha (autóctones – dentro da bacia). Além dos grupos mencionados, associado ao conjunto palinológico, são observadas muitas outras partículas orgânicas, como, por exemplo, fitoclastos, cutículas e outros resíduos amorfos que são genericamente denominados de **matéria orgânica**. E este material pode proceder do continente (fitoclastos, cutículas – alóctone) ou ter sido gerado na bacia (resíduos amorfos – autóctone). Esta afirmação, um tanto generalizada, pode apresentar exceções.

Os **elementos alóctones** são mais abundantes, geralmente, nas regiões mais proximais das bacias sedimentares, uma vez que a dispersão dos mesmos se dá a partir do continente. Já os **elementos autóctones** têm distribuição mais ou menos homogênea por toda a área da bacia, aumentando em direção às regiões mais distais, especialmente aqueles de natureza planctônica. A figura 14.1 tenta detalhar um pouco mais este conceito. Dependendo das afinidades paleoambientais um ou outro grupo autóctone pode ser mais ou menos abundante em certos segmentos (ambientes) da bacia. Assim, os quitinozoários são preferencialmente registrados nas regiões neríticas de certos períodos do Paleozoico (Ordoviciano–Devoniano); os dinocistos são mais abundantes nas regiões neríticas dos mares do Mesocenozoico, podendo, todavia, ocorrer, com abundância mais discreta, em outras faixas paleoambientais. Por serem constituídos de matéria orgânica, os palinomorfos também são preservados nas regiões muito profundas, abaixo da CCCD.

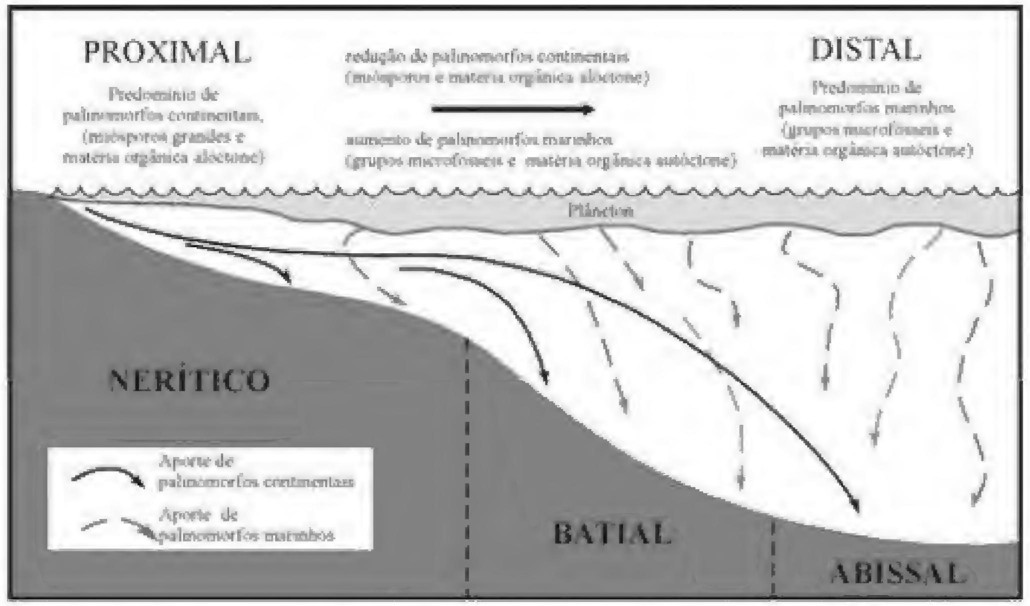

PROXIMAL
Predomínio de palinomorfos continentais, (miósporos grandes e matéria orgânica alóctone)
redução de palinomorfos continentais (miósporos e matéria orgânica alóctone)
aumento de palinomorfos marinhos (grupos microfósseis e matéria orgânica autóctone)
DISTAL
Predomínio de palinomorfos marinhos (grupos microfósseis e matéria orgânica autóctone)
Plâncton
NERÍTICO
BATIAL
ABISSAL
Aporte de palinomorfos continentais
Aporte de palinomorfos marinhos

Figura 14.1 Modelo esquemático de aporte de palinomorfos continentais e marinhos em uma bacia sedimentar. A quantidade de palinomorfos marinhos planctônicos aumenta relativamente em direção à bacia (modificado de Steffen & Gorin, 1993).

Os palinomorfos são elementos importantíssimos para as interpretações paleoambientais. A investigação dos miósporos pode fornecer informações valiosas quanto às variações climáticas do passado. Sendo células reprodutoras de vegetais, estes elementos são associados a certos tipos da flora que, como se sabe, é condicionada pelo clima. Além disso, podem também dar indicação das áreas-fonte dos sedimentos que preenchem as bacias. Investigações que objetivem este e outros tipos de conhecimento paleoambiental a partir dos palinomorfos são denominadas estudos palinofaciológicos. Nos estudos desta natureza, as partículas palinológicas são vistas como partículas sedimentares. Deve ser dito que os estudos palinofaciológicos também se interessam por aspectos relacionados à diagênese, maturação térmica dos depósitos sedimentares e os seus respectivos potenciais geradores de hidrocarbonetos.

Muitos grupos palinológicos possibilitam a datação das rochas sedimentares, a depender do período geológico.

Investigações Paleoecológicas: Análises Quantitativas ou Qualitativas?

Os grupos microfósseis jazem nas litologias de granulometria fina (silte e argila) em maiores ou menores proporções, a depender da faixa paleoambiental onde ocorreu a deposição dos sedimentos. Para estimar a proporção de cada grupo torna-se desejável, portanto, que o enfoque das investigações micropaleontológicas seja quantitativo ou semiquantitativo em amostras isentas de contaminação. A integridade da amostra, contendo apenas os elementos que efetivamente as constituem é de fundamental importância para a boa estimativa dos resultados. Em poços de petróleo, este é um aspecto bastante limitante uma vez que a grande maioria das amostras obtidas é de calha, onde a contaminação se encontra sempre presente em maiores ou menores proporções. Deste modo, na Geologia do Petróleo, estudos paleoecológicos são conduzidos com maior acuidade, principalmente, em amostras laterais e de testemunhos, quando estes recuperam seções pelíticas. Não obstante, para os foraminíferos bentônicos, é possível realizarem-se estudos paleobatimétricos de modo mais ou menos qualitativo nas amostras de calha. As associações são muito sensíveis às variações de profundidade (variações da espessura da lâmina d'água). Assim, cada faixa ambiental da bacia (nerítica, batial e abissal) e suas respectivas subdivisões contam com uma associação morfologicamente característica, como ilustra alegoricamente a figura 14.2. Algumas vezes, problemas de contaminação podem gerar dúvidas quanto aos resultados obtidos.

É interessante observar que em amostras submetidas a investigações paleoambientais o enfoque, o procedimento de análise, é um pouco diferente daquele da investigação bioestratigráfica tradicional. A bioestratigrafia preocupa-se em definir e reconhecer biozonas, muitas das quais com limites indicados por primeiras ou últimas ocorrências de táxons. Deste modo, a depender da situação e da urgência de resultados, as análises podem ser meramente qualitativas, objetivando caracterizar apenas a presença ou ausência de táxons cujas primeiras ou últimas ocorrências definem os limites das unidades. Todavia, independentemente das amostras serem de calha, algum nível de controle quantitativo da ocorrência dos táxons deve ser feito em investigações bioestratigráficas, o que pode facilitar a identificação de biorizontes associados a términos de fenômenos paleoecológicos, algumas vezes com conotações paleoceanográficas.

Nas interpretações paleoambientais aplicadas à Geologia do Petróleo, geralmente as estimativas quantitativas são bem simples e, a partir destas, algumas relações são desenvolvidas. Por outro lado, as investigações acadêmicas, onde a quantificação é também bastante simples, muitas vezes estimam variações de frequência dos táxons e alguns outros índices que não serão aqui comentados. Após as devidas contagens e estimativas de frequência dos vários táxons, cabe ao micropaleontólogo explicar os porquês das variações relativas e absolutas das várias entidades registradas, em termos de mudanças ambientais. Em investigações de cunho paleoceanográfico, mormente desenvolvidas com a quantificação de organismos planctônicos, técnicas estatísticas (análise multivariada) são frequentemente empregadas.

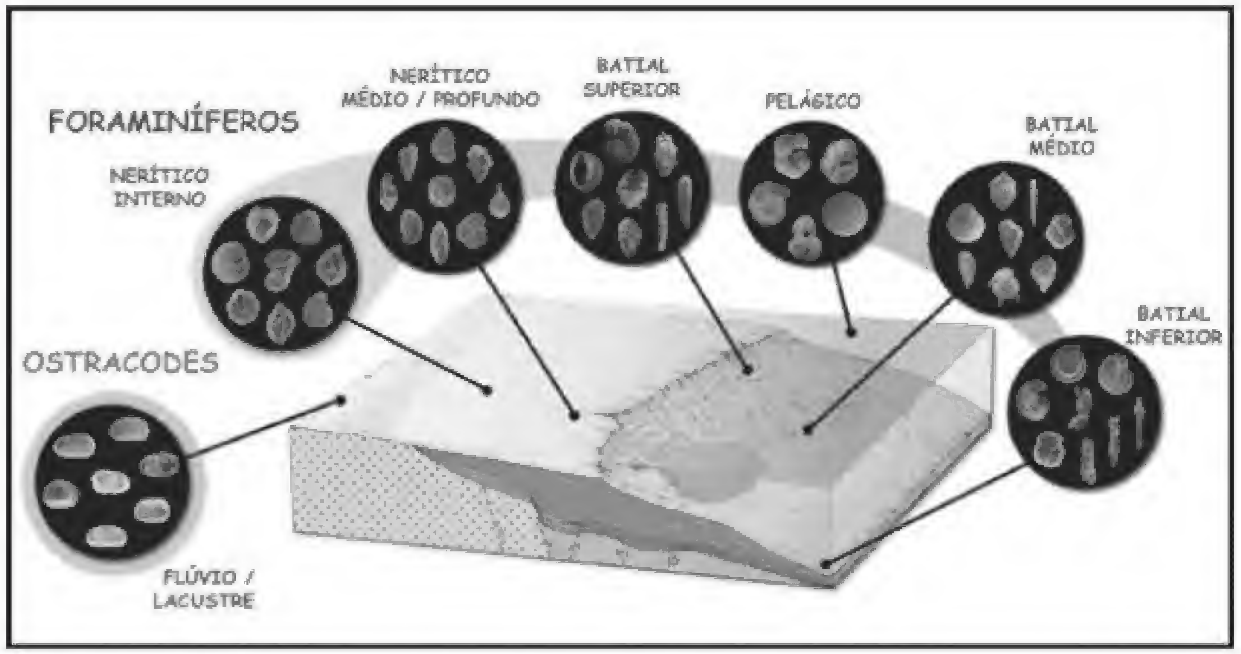


Figura 14.2 Morfologia das associações de foraminíferos em função da espessura da lâmina d'água (profundidade). Detalhe: ostracodes mais abundantes em depósitos não marinhos.
Fonte: Petrobras/CENPES/PDEXP/BPA.

Produtos Obtidos com as Interpretações Paleoambientais dos Microfósseis

A. Investigação Micropaleontológica de Poços

A figura 14.3 é hipotética e apresenta os resultados quantitativos completos de uma investigação micropaleontológica elaborada em uma seção perfurada por um poço de petróleo. Como se trata de uma hipótese, deve-se supor, para o bom desenvolvimento dos raciocínios, que as amostras investigadas encontram-se isentas de contaminação. Na figura, podem ser observadas oito colunas principais que sintetizam os resultados obtidos, a maioria na forma de gráficos ou curvas. As colunas relacionadas à biocronoestratigrafia foram obtidas com o estudo dos nanofósseis calcários; a coluna da curva paleobatimétrica, com os foraminíferos bentônicos; as demais são autoexplicativas. A seguir serão apresentadas cada coluna ou grupos de colunas e as respectivas informações que podem ser obtidas. No final deste capítulo serão abordados ainda outros produtos que podem ser elaborados a partir dos estudos paleoambientais que são os mapas paleogeográficos e os mapas paleobatimétricos.

B. Resultados Biocronoestratigráficos

Os resultados biocronoestratigráficos informam as biozonas identificadas e suas respectivas unidades cronoestratigráficas. Deste modo, a seção pertence ao intervalo Paleoceno–Eoceno. A investigação bioestratigráfica sugere também, em função da ausência de certas unidades, a ocorrência de **hiatos**. Como o padrão de código das biozonas é ordenado, percebe-se que se encontram ausentes, sugerindo hiatos, a sucessão de unidades **N4-N7** (1 370 m), além daquelas de código **N10** e **N13** (respectivamente em 1 080 m e 850 m). Hiatos podem ser erosivos ou não deposicionais e a depender de sua extensão (local ou regional), podem fornecer subsídios para interpretações relacionadas à Estratigrafia de Sequências. Hiatos erosivos, em escala regional, podem indicar **Limites de Sequência**. Aqueles de natureza não deposicional, e também em escala regional, sugerem a proximidade de superfícies de afogamento que podem ter relação com a **Superfície de Inundação Máxima (SIM)** de uma **Sequência Deposicional**. Esta superfície é formada quando o nível do mar se encontra em rápida elevação e a cunha sedimentar clástica permanece retida nas partes mais proximais da bacia, não alcançando as regiões mais distais. Com a ausência de aporte terrígeno expressivo tem-se, então, a formação de vasas com a concentração de organismos planctônicos. Superfícies de inundação máxima são seções condensadas.

Na coluna Microfósseis Retrabalhados, próximo à superfície de dois dos hiatos (1 370 m e 850 m), são assinaladas evidências de retrabalhamento, que podem ser oriundas de quaisquer dos grupos microfósseis investigados. Como se sabe, o fenômeno de retrabalhamento é associado à atuação de erosões. Deste modo, a simples investigação bioestratigráfica sugere que a porção central da seção, entre as duas profundidades mencionadas, pode integrar uma Sequência Deposicional, limitada por duas superfícies erosivas. É válido lembrar que uma Sequência Deposicional é definida como um pacote de rochas sedimentares mais ou menos concordantes limitado no topo e na base por discordâncias ou concordâncias relativas. Pode ser sugerido ainda que o hiato associado à ausência de N10 (1 080 m) constitua evidência de uma superfície de inundação (afogamento). Deve-se perceber que nesta superfície não é assinalado qualquer evidência de retrabalhamento, o que pode corroborar a interpretação de não deposição.

Abaixo, serão comentadas as relações de outros aspectos micropaleontológicos com os conceitos de Estratigrafia de Sequências. Deve ficar claro, entretanto, que as investigações e interpretações micropaleontológicas não são capazes, por si só, de avaliar uma bacia sob a óptica da Estratigrafia de Sequências. Esta técnica de análise estratigráfica vale-se de informações provenientes de vários outros estudos.

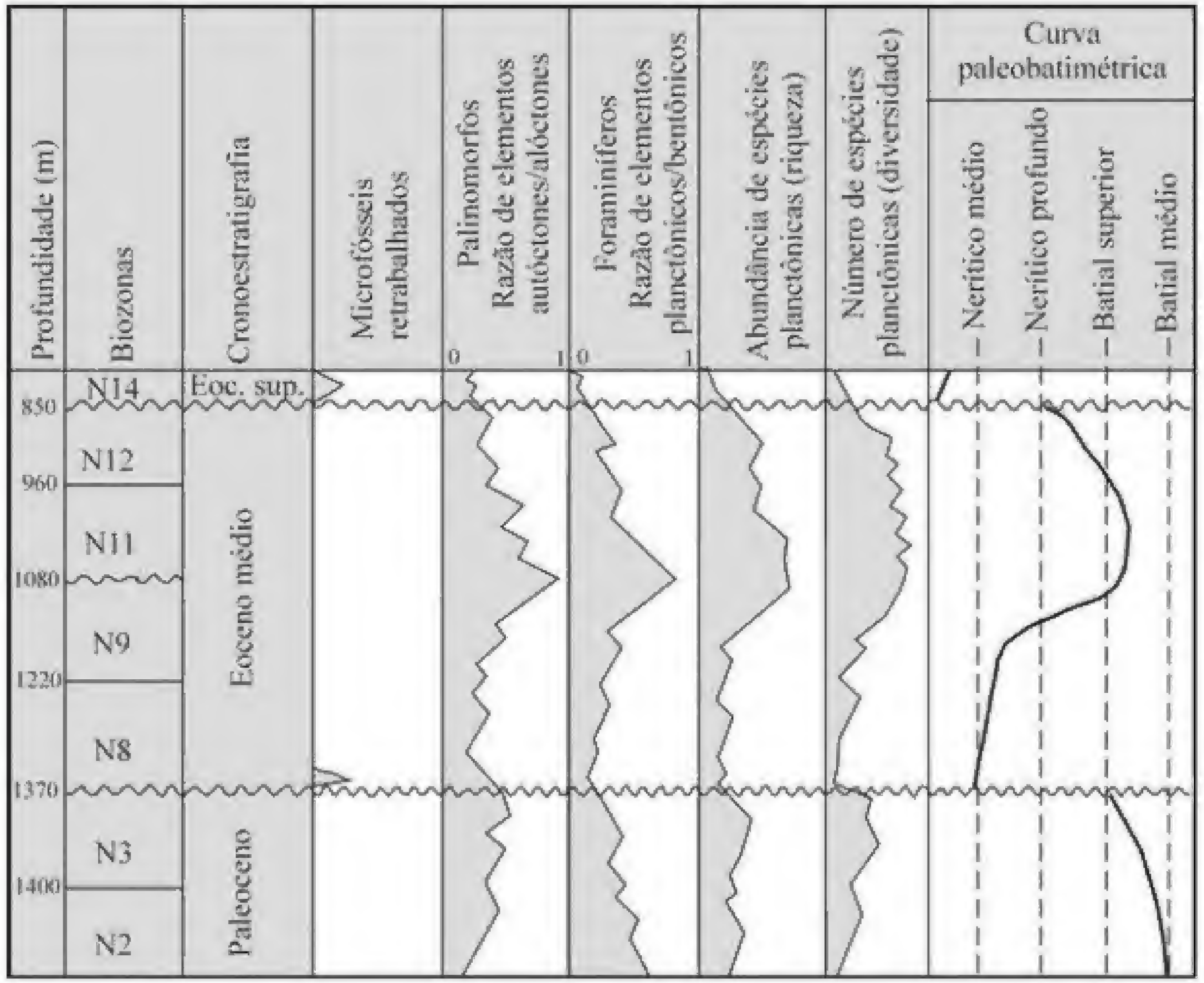


Figura 14.3 Investigação micropaleontológica de uma seção hipotética, perfurada por um poço de petróleo.

C. Relações de Palinomorfos e de Foraminíferos

Duas colunas estampam estas relações, uma para cada "grupo" microfóssil. De modo geral, pode ser verificado que palinomorfos alóctones devem ser mais abundantes nas regiões proximais das bacias. Aqueles de natureza autóctone têm uma distribuição mais homogênea, aumentando, entretanto, em direção às regiões mais distais (especialmente os planctônicos). Deste modo, a variação da relação **(Elementos autóctones)/(Elementos autóctones + Elementos alóctones)** analisada verticalmente e de **modo relativo**, ao longo da seção, possibilita inferências interessantes.

Os valores extremos desta relação tendem, respectivamente a **zero e a 1**. Valores relativamente baixos sugerem que a sedimentação ocorreu em ambiente mais proximal, uma vez que nestes sítios os elementos alóctones tendem a ser quantitativamente mais expressivos do que os autóctones. À medida que o valor da relação aumenta relativamente, pode ser interpretado que a deposição passa a ocorrer em condições mais distais. O aumento deste valor deve-se ao incremento de elementos autóctones, como resposta à redução de alóctones. Assim, a análise do gráfico, ao longo da seção, pode sugerir tendências transgressivas e/ou tendências regressivas para a sedimentação. No intervalo da seção, interpretado como uma Sequência Deposicional (figura 14.3), verificam-se dois *trends*: um transgressivo e outro regressivo. O limite entre ambos situa-se no ponto de inversão do gráfico (em 1 080 m), quando o mesmo adquire o valor máximo (mais próximo de 1). Deve ser observado que, didaticamente, este ponto tem identidade com aquele em que a investigação bioestratigráfica reconhece um hiato (ausência da biozona N10), corroborando, assim, a interpretação de que este hiato seja de natureza não deposicional. Na prática, nem sempre se verificam estas coincidências. Na prática, muitas vezes estes pontos encontram-se próximos. De acordo com a curva, portanto, pode ser interpretado que durante o *trend* transgressivo o nível de base da bacia (nível do mar) encontrava-se em ascensão. Por sua vez, o *trend* regressivo sugere a progradação dos depósitos de nível de mar alto, sobre aqueles do *trend* anterior e sobre a superfície do hiato não deposicional.

Em termos de Estratigrafia de Sequências, os depósitos transgressivos poderiam indicar aqueles que compõem a cunha de mar baixo, parte integrante do Trato de Sistemas de Mar Baixo (TSMB). Em contrapartida, os de natureza regressiva, representariam o Trato de Sistemas de Mar Alto (TSMA). O limite entre ambos, seria a SIM. Esta superfície, por ser uma seção condensada, geralmente apresenta pouca espessura e é o resultado da sedimentação em um intervalo de tempo considerável. Assim, hiatos não deposicionais são esperados.

Conclusões semelhantes são obtidas com o gráfico de foraminíferos. Agora, tem-se a relação **(Elementos planctônicos)/(Elementos planctônicos + Elementos bentônicos)** e que também oscila entre os extremos **zero e 1**. Deste modo, baixos valores relativos podem sugerir deposição mais proximal, enquanto que os relativamente mais altos (mais próximos a 1), sedimentação mais distal (veja as observações relativas aos foraminíferos nas páginas 236-237). A análise e interpretação do gráfico de foraminíferos são semelhantes àquelas do gráfico de palinomorfos: tanto nas oscilações do nível de base (tendências transgressivo-regressivas), quanto na caracterização dos Tratos de Sistemas e seus limites. A investigação dos foraminíferos pode revelar ainda a presença expressiva de exemplares aglutinantes que caracterizariam ambientes bastante estressantes (ou muito rasos ou muito profundos).

D. Abundância de Espécies Planctônicas (Riqueza)

Este gráfico é complementar e tanto pode espelhar a soma de todos os elementos planctônicos ou aqueles de apenas um grupo microfóssil particular. No caso de um grupo particular (se for foraminífero) poderia ser vista como um balizador que expressa parcialmente a precisão dos resultados. Como é claro, investigações micropaleontológicas se realizam a partir da presença dos fósseis. Há seções que são extremamente ricas nestes restos orgânicos e há seções que são pobres. Nas seções ricas, os resultados costumam ser bastante confiáveis já que os microfósseis, objeto da investigação, são abundantes. O mesmo não pode ser dito para as seções pobres. Diante da escassez destes elementos, as inferências e interpretações, por vezes, podem ser mais vulneráveis. Assim, o gráfico em discussão pode fornecer esta ideia e funcionar como um balizador. Outro gráfico que expressasse a variação do número de elementos bentônicos ao longo da seção complementaria ainda mais a avaliação da precisão das análises realizadas.

Além do caráter balizador, a curva de abundância de planctônicos também sugere pontos (ou pequenos intervalos) que podem pertencer a superfícies de afogamento (inundação). Nestes locais a abundância destes organismos deve ser mais elevada do que nos intervalos adjacentes. Com a elevação do nível de base e a retrogradação do sistema clástico, o ponto da bacia onde a sedimentação se processa (o ponto onde se localiza o poço) ficaria em profundidades maiores e a maiores distâncias da costa. Deste modo, neste ponto o acúmulo de planctônicos seria maior, em face da redução do aporte sedimentar, ensejando a formação de uma seção condensada. Com a progradação verificada seção acima (o *trend* regressivo), este número tenderia a diminuir. Na coluna de abundância de planctônicos do diagrama apresentado (figura 14.3) pode ser verificado o aumento da abundância em torno do ponto em que a SIM é sugerida. Portanto, este aspecto corrobora a ocorrência da própria SIM naquela profundidade (1 080 m).

É interessante registrar que em muitos poços de petróleo, por uma questão de redução de custos, a elaboração da curva de abundância é um dos poucos estudos que são realizados, além daqueles de natureza bioestratigráfica. Em bacias sedimentares marinhas com amplas frentes deltaicas, como a da Foz do Amazonas, Golfo do México (delta do Mississipi) e Delta do Níger, a curva de abundância de planctônicos tem boa aplicação. Por exemplo: o estudo quantitativo dos nanofósseis (e também foraminíferos planctônicos), registrados em amostras de calha nessas bacias, tem permitido identificar intervalos que são associados a potenciais superfícies de afogamento. Nas seções deltaicas destas bacias, a ocorrência de nanofósseis é relativamente escassa e o gráfico de abundância apresenta valores baixos para essas seções. Com o afogamento (elevação do nível de base) e a consequente retrogradação do sistema, os nanofósseis, no ponto onde se encontra o poço, passam a ter uma abundância mais expressiva gerando um pico na curva. Com a progradação do sistema clástico, a abundância reduz-se novamente.

E. Diversidade

A curva de número de espécies (diversidade) é também uma curva complementar que auxilia nas interpretações e correlações paleoambientais como mais um parâmetro quantitativo. Estudos acadêmicos relacionados à evolução dos organismos planctônicos têm mostrado que em **épocas de nível de mar elevado a taxa de especiação (surgimento de espécies) é alta**, o que implica em alta diversidade. Contrariamente, em **épocas de nível de mar baixo a taxa de extinção de espécies é alta**, o que implica na redução da diversidade. Deste modo, o gráfico de diversidade pode sugerir o comportamento eustático durante a deposição dos sedimentos. No exemplo ilustrado, entre as duas superfícies de discordância que limitam a Sequência Deposicional, a curva apresenta valores cada vez maiores em direção ao topo da Sequência, o que pode sugerir uma elevação eustática. Contudo, deve ficar claro, é muito temerário estimar variações eustáticas somente a partir de curvas como a apresentada.

Para maiores detalhes a respeito da variação da diversidade do plâncton com a eustasia, os trabalhos de Tappan (1968), Tappan & Loeblich (1973), Fisher (1982), Roth (1987, 1989), Bown *et alii* (1992) e Bown *et alii* (2004) devem ser consultados. Os dois primeiros são mais abrangentes e comentam o comportamento das alterações do plâncton em relação ao tempo geológico e aos grandes ciclos eustáticos. O trabalho de Fisher (1982) introduz os conceitos de *Icehouse* e *Greenhouse*, relacionados respectivamente, às variações climáticas e eustáticas de primeira ordem do planeta. Os restantes (Roth, 1987, 1989; Bown *et alii*, 1992; e Bown *et alii*, 2004) tratam especificamente da evolução nanoplâncton. Antunes (1997) faz uma síntese da maioria dos trabalhos mencionados.

F. Curva Paleobatimétrica

A curva de diversidade, aliada à de abundância, também pode auxiliar na identificação de superfícies de afogamento. Nestas superfícies, além da abundância ser mais elevada, é esperado também uma diversidade mais elevada (maior número de entidades taxonômicas) em relação aos intervalos adjacentes.

Curvas paleobatimétricas constituem-se em uma poderosa ferramenta para o estudo das bacias sedimentares com depósitos marinhos. Como dito anteriormente, os foraminíferos bentônicos são bastante sensíveis às variações da espessura da lâmina d'água (profundidade), entre outros parâmetros ambientais. Deste modo, estas variações de lâmina d'água (variações de profundidade) no ponto de deposição (onde

se localiza um poço), decorrentes de ciclos transgressivos e/ou regressivos, são prontamente reconhecidas a partir do estudo das associações de bentônicos e de suas mudanças morfológicas ao longo da seção (figura 14.2). A partir do estudo dos bentônicos e da datação dos sedimentos que os contêm (bioestratigrafia) é possível estimar uma faixa de profundidade em que a sedimentação ocorreu num determinado tempo. E estas faixas têm nítida correlação com os ambientes marinhos. Assim, há associações características dos **ambientes transicional (0-10 m), nerítico (10-200 m), batial (200-2 000 m) e abissal (> 2 000 m)**. Além disso, dependendo da abundância e da preservação da associação, é possível ainda detalhar alguns desses ambientes. Deste modo, há grupos de foraminíferos bentônicos que diagnosticam os ambientes **nerítico interno (10-30 m), nerítico médio (30-100 m) e nerítico profundo (100-200 m)**. Do mesmo modo, há associações que permitem distinguir as faixas **batial superior (200-500 m), batial médio (500-1 000 m) e batial inferior (1 000-2 000 m).**

A análise conjunta de uma série de curvas paleobatimétricas relacionadas a uma série de poços, todos localizados em uma parte da bacia sujeita ao mesmo contexto tectônico, permite a elaboração de uma curva do comportamento relativo do nível do mar durante o tempo geológico para aquela região onde se localizam os poços. Vale lembrar que o comportamento é relativo e reflete o resultado da interação entre a eustasia e a tectônica atuante (subsidência e/ou soerguimento). O termo eustasia relaciona-se somente às variações absolutas do nível do mar.

Na figura 14.3, a curva paleobatimétrica da seção que compõe a Sequência Deposicional (entre 1 370 e 850 m) permite o reconhecimento de dois contextos deposicionais. O mais antigo é nitidamente transgressivo e compreende o intervalo das biozonas N8 e N9 (1 370 e 1 080 m). Como pode ser observada, a curva indica paleoprofundidades cada vez maiores (deposição em regime cada vez mais profundo). A sedimentação, ao tempo daquelas biozonas, tem início em ambiente nerítico médio e termina em ambiente batial superior-batial médio. Em contrapartida, o contexto mais novo é regressivo e se estende pelo intervalo das biozonas N11 e N12 (1 080 e 850 m). Neste segmento, a curva indica que a sedimentação teve início em ambiente batial superior-batial médio findando em ambiente nerítico profundo. A curva ilustra ainda duas discordâncias paleoambientais (1 370 e 850 m). No limite N3-N8, observa-se o contato dos depósitos formados nos ambientes batial superior (topo de N3) e nerítico médio (base de N8). Deste modo, pode-se concluir que a causa da discordância observada é um rebaixamento relativo do nível do mar. Situação semelhante é registrada no limite entre as biozonas N12-N14. Mais uma vez tem-se, neste limite, o contato entre depósitos acumulados em ambiente nerítico profundo (topo de N12) com outros mais rasos do que nerítico médio (base de N14). O seu topo (biozona N14) apresenta tendência que pode ser interpretada como transgressiva e/ou agradante. O intervalo é pouco espesso e a curva não mostra uma variação acentuada em termos de paleoprofundidades, indicando apenas uma faixa relacionada ao paleoambiente nerítico interno com tendência a nerítico médio. Finalmente, a base da curva (biozonas N2-N3) mostra tendência regressiva.

Análise Continental e Análise Regional de Informações Paleoambientais

A. Mapas Paleogeográficos

Num contexto mais global, a ocorrência de organismos fósseis pode fornecer ideias a respeito da geografia dos continentes e mares do passado. O registro de associações semelhantes, em pontos hoje distantes entre si, pode indicar que os locais onde as mesmas ocorrem estiveram mais próximos em épocas anteriores às atuais. Este conhecimento, por sua vez, pode auxiliar na reconstituição paleogeográfica das massas continentais, numa clara contribuição à teoria da Tectônica Global. Neste mesmo sentido, o reconhecimento de associações semelhantes em pontos distantes contribui para a estimativa da rota de deriva que as porções continentais trilharam. Alfred Wegener, no início do século XX (1915), valeu-se, entre outros argumentos, de evidências paleontológicas para postular a existência do Pangea. Investigações desta natureza implicam em amplas e extensas pesquisas bibliográficas, buscando similaridades e contrastes (micro)paleontológicos, entre as várias regiões do mundo, em um dado momento ou intervalo do tempo geológico. A partir destes achados, cabe ao geocientista ordenar e integrar as informações compreendendo de modo lógico como e por que as mesmas se encontram assim distribuídas e como estiveram unidas ou afastadas no passado.

O estudo da distribuição geográfica dos organismos fósseis propicia a elaboração de mapas, onde são ilustrados o posicionamento das massas continentais e das massas oceânicas no passado. Estes são os denominados mapas paleogeográficos que alguns pesquisadores chamam de mapas paleobiogeográficos, enfatizando que os mesmos foram elaborados principalmente a partir de informações paleobiológicas. Na verdade, os estudos paleogeográficos geralmente são conduzidos de modo integrado, somando-se todas as informações que contribuam para as estimativas de como se encontrava a disposição dos continentes. É relativamente comum nos livros de Geologia Geral e de Geologia Histórica a ilustração de sucessões desses mapas globais, cada um representando um intervalo do tempo geológico. E esta sucessão, por si só, é capaz de contar a história de migração dos continentes, como colidiram, como se fragmentaram e como se afastaram. Há, ainda, atualmente *softwares* que simulam como se deu o afastamento e a colisão das massas continentais. Dependendo do detalhe e da precisão das informações, na elaboração de mapas paleogeográficos pode ser esboçada a fisiografia das massas continentais e dos fundos oceânicos.

A confecção de mapas paleogeográficos, a depender da escala, faz parte das investigações relacionadas à Teoria da Tectônica de Placas. E para a construção de tais mapas, informações de natureza micropaleontológica, paleomagnéticas e datação absoluta, entre outras, são capitais. Claro está que a elaboração e detalhe destes mapas devem satisfazer de modo coerente a todas as informações disponíveis e sua precisão será função da precisão dessas informações. Deste modo, com o avançar da pesquisas, seus contornos podem ser modificados a partir de novas informações surgidas ou da reinterpretação daquelas existentes.

Em termos de bacias brasileiras, talvez o exemplo mais difundido e comentado de mapas paleogeográficos seja aquele relacionado à ruptura do Gondwana e aos estágios iniciais da formação de um importante segmento do Oceano Atlântico Sul (o segmento que bordeja a costa brasileira e africana).

Classicamente é defendido que a ruptura do Gondwana (Separação América do Sul-África) deu-se durante o Eocretáceo, de sul para norte, sendo também este o sentido das primeiras ingressões marinhas responsáveis pela formação desta porção do Oceano Atlântico Sul (figura 14.4). Observações de Szatmari (*in* Figueiredo, 1985, p. I-4) sintetizam o conhecimento da época, obtidos por vários geólogos, durante as décadas de 1960 e 1970. Assim, de acordo com Szatmari (*in* Figueiredo, 1985) que fundamentava suas interpretações em aspectos principalmente geotectônicos e sedimentológicos, "*no Aptiano,..., após a fase "rift", estabeleceu-se entre a América do Sul e a África uma bacia de subsidência rápida mas uniforme, onde se depositaram sedimentos clásticos lacustres e espessa sequência de evaporitos marinhos. A água salgada proveio da bacia euxínica, quase fechada, existente entre a Argentina e a África do Sul, resultante da implantação do Oceano Atlântico, em condições fortemente restritas.* ***Após transpor o alto vulcânico de Florianópolis, esta água moveu-se em direção ao norte,*** *originando um mar hipersalino provavelmente bastante raso e restrito, margeado por terras áridas. ...*". Deste modo, como conclui o autor, nos estágios iniciais desta porção do Atlântico (Aptiano–Albiano), as águas marinhas, formando um proto-oceano, tinham comunicação mais efetiva com as massas oceânicas austrais do que com aquelas do (Atlântico) Norte. Este clássico modelo foi amplamente difundido na literatura geológica mundial.

Por outro lado, durante as décadas de 1980 e 1990, ocorreu o incremento das pesquisas micropaleontológicas das bacias brasileiras e da comparação de seu conteúdo fóssil (especialmente o planctônico) com aquele observado em outras regiões do mundo, relativo ao intervalo Aptiano–Albiano. Com base em algumas dessas pesquisas Dias-Brito (1994, p. 14) comenta o "*alto grau de similaridade entre os conteúdos planctônicos mesocretáceos da Margem Atlântica do Brasil e os do Golfo do México*", especialmente para o Albiano. A partir desta observação, conclui que o Atlântico Sul (segmentos equatorial e setentrional) surgiu como um braço do Tétis, e com forte conexão com a área do Golfo do México/região caribenha. Tétis é o nome dado ao oceano de águas mornas que, durante o mesocretáceo, cobria amplas áreas do planeta situadas em baixas latitudes.

Por conta das similaridades observadas, Dias-Brito (1994) deduz, ainda, que também os sais aptianos derivaram de águas setentrionais. A partir das evidências microfossilíferas, advoga, portanto, não haver qualquer argumento micropaleontológico que favoreça a origem austral para os referidos evaporitos. Assim, de acordo com Dias-Brito (1994, p. 15) "*um ou mais pulsos transgressivos... teriam permitido que águas, penetrando pela margem equatorial... sobrepassassem o Platô de Pernambuco. Entre tal feição e o sistema Rio Grande Rise-Walvis ridge, a massa d'água invasora era retida, sob condições de extrema aridez climática dando origem aos espessos depósitos salíferos*". Posteriormente, Dias-Brito (1995; 2000) apresentou a sua concepção paleogeográfica para o domínio tetiano mesocretáceo, que é ilustrada na figura 14.5. Deve ser observado que as águas marinhas do então proto-oceano, entre o Brasil e a África, tinham plena conexão com aquelas do Atlântico Norte (o então chamado Tétis).

Não obstante as interpretações de Dias-Brito (1995, 2000), aquelas divulgadas por Szatmari (*in* Figueiredo, 1985) não merecem ser totalmente rejeitadas, em função também de informações micropaleontológicas surgidas posteriormente. Silva-Telles (1996), investigando os ostracodes não marinhos e as palinofácies da Formação Lagoa Feia (Membro Coqueiros) da Bacia de Campos também obteve informações interessantes com respeito ao tema em discussão. Como se sabe, os ostracodes não marinhos são muito empregados no estudo da bioestratigrafia dos depósitos da fase *ritf* (fase predominantemente lacustre) das bacias marginais brasileiras. Assim, a partir de modificações marcantes nas associações fósseis de ostracodes e da presença de foraminíferos de testa quitinosas observados nos depósitos do Membro Coqueiros, Silva-Telles (1996) postula que durante o tempo Jiquá (unidade geocronológica correspondente ao Andar Jiquiá da Série Recôncavo) ocorreram, de fato, as primeiras ingressões na costa leste brasileira. E tais ingressões viriam de sul para norte como divulgado Szatmari (*in* Figueiredo, 1985). Contudo, apesar de catastróficas, como advoga Silva-Telles (1996), seus registros são sutis e não contêm depósitos evaporíticos. As ingressões posteriores, já durante o Aptiano, teriam propiciado a formação destes sais. Assim, ao que parece, as ingressões marinhas que antecederam a efetiva instalação da fase marinha nas bacias marginais brasileiras ocorreram nos dois sentidos, porém em épocas distintas: primeiro de sul para norte (Jiquiá) e posteriormente de norte para sul (Aptiano).

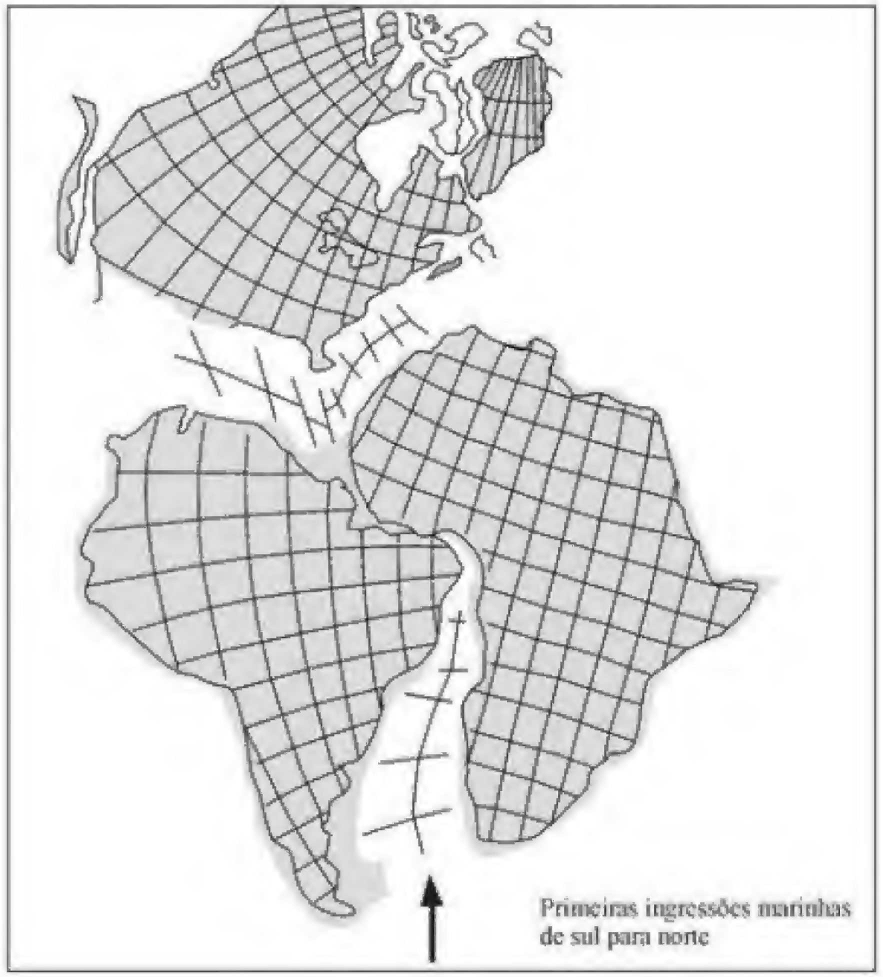


Figura 14.4 Mapa paleogeográfico simplificado da fragmentação final do Gondwana (Aptiano–Albiano), segundo Szatmari (*apud* Figueiredo, 1985).

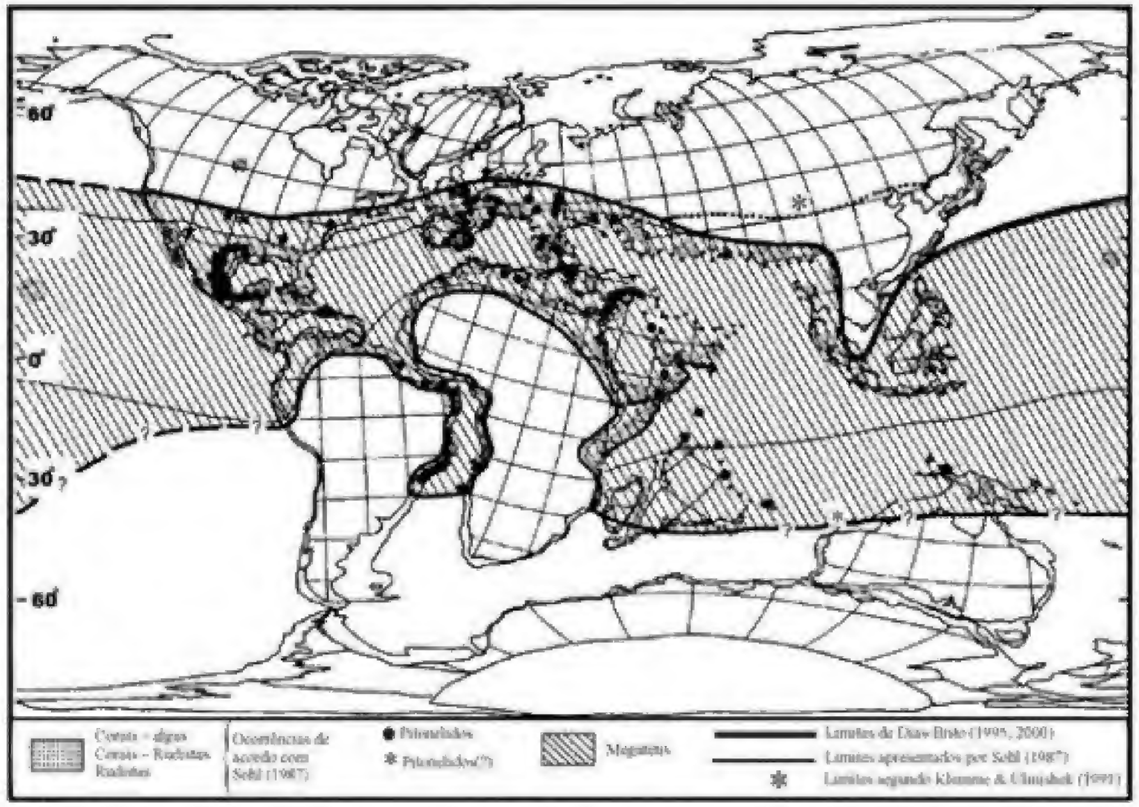

60°
30°
0°
30° ?
60°
Corais + algas
Corais – Rudistas
Rudistas
Ocorrências de acordo com Sohl (1987)
● Pitonelídeos
* Pitonelídeos(?)
Megatétis
Limites de Dias-Brito (1995, 2000)
Limites apresentados por Sohl (1987)
Limites segundo Klemme & Ulmishek (1991)

Figura 14.5 Estágio inicial (Aptiano–Albiano) do Atlântico Sul, visto como um golfo tetiano por Dias-Brito (1995, 2000).

Contribuindo de forma original e praticamente inédita para a paleogeografia do território brasileiro, Arai (1999, 2000) realizou estudo onde sugere que durante o intervalo Aptiano–Cenomaniano houve a instalação de um mar interior (mar epicontinental) que cobriu amplas áreas do Brasil. A partir de evidências geomorfológicas, estratigráficas, paleontológicas e geoquímicas, Arai (1999, 2000) defende que este mar teve origem a partir da transgressão marinha ocorrida no Mesocretáceo, que segundo Vail *et alii* (1977, *apud* Arai, 1999) teria provocado uma elevação eustática da ordem de 300 m. Apesar da originalidade da ideia, até então nunca defendida por outros pesquisadores brasileiros, Arai (1999) comenta que especulações similares já haviam sido publicadas em meados do século XX. Ainda hoje, as ideias de Arai (1999, 2000) são questionadas por alguns geocientistas brasileiros.

Azevedo (2004), de posse das informações de Dias-Brito (1994, 1995, 2002), de Arai (1999) e do estudo geoquímico (quimioestratigrafia) de rochas sedimentares mesocretáceas, das bacias marginais brasileiras, corrobora a interpretação de Dias-Brito (1994). Assim, as ingressões marinhas responsáveis pela formação de parte do Atlântico Sul (costa Brasil-África) seriam provenientes do Mar de Tétis, situado ao norte do, então, continente Gondwana. Além disso, defende também que a circulação das águas, para sul, teria uma barreira restritiva formada pelo Alto de Florianópolis e a Dorsal de São Paulo, feições que têm identidade com o sistema *Rio Grande Rise-Walvis Ridge* na nomenclatura de Dias-Brito (1994). Para Azevedo (2004), esta barreira teria sido suplantada somente nos tempos neo-albianos, o que também já havia sido advogado por Dias-Brito (1987, 1995). Congregando as informações de Dias-Brito (1994, 1995, 2000), de Arai (1999, 2000) e suas próprias, Azevedo (2004) elaborou um mapa paleogeográfico para o Albiano que pode ser visto na figura 14.6.

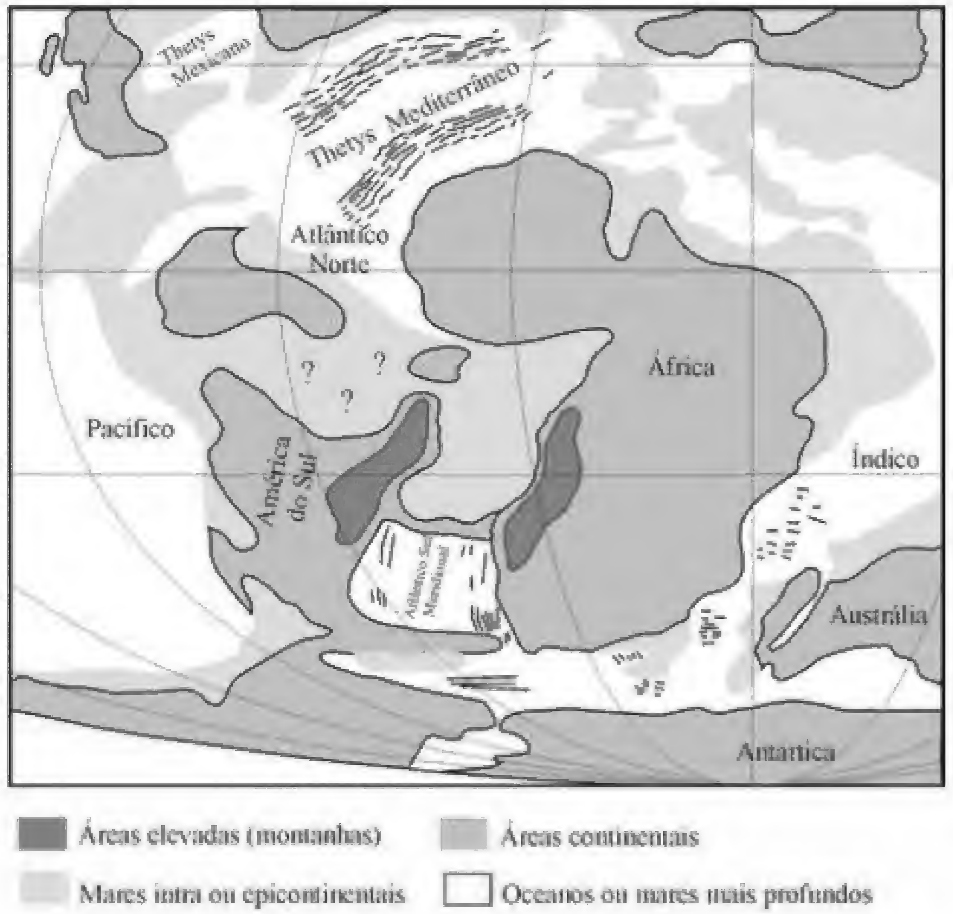

Thetys Mexicano
Thetys Mediterrâneo
Atlântico Norte
?
?
?
Pacífico
América do Sul
Atlântico Sul Meridional
África
Índico
Austrália
Antartica
Áreas elevadas (montanhas)
Áreas continentais
Mares intra ou epicontinentais
Oceanos ou mares mais profundos

Figura 14.6 Paleogeografia das massas continentais e oceânicas durante o Albiano (segundo Azevedo, 2004).

Finalmente, Arai (2007) e Arai *et alii* (2007), com base em estudos da biogeografia dos dinoflagelados fósseis, concluem também, a partir da constatação de um intervalo de abundância do gênero ***Subtilisphaera*** que as águas do, então, proto-oceano formado entre o Brasil e África, nos tempos aptianos, tinham mais afinidades com aquelas situadas a norte, pertencentes ao mar de Tétis. Ainda a partir dos dinoflagelados, Arai *et alii* (2007) advogam que este segmento do Atlântico Sul teve comunicação efetiva com as águas austrais somente ao término do Albiano (Vraconiano), corroborando as interpretações prévias de Dias-Brito (1987) e Azevedo (2004).

Os trabalhos citados a partir de Dias-Brito (1994), incluindo-se o de Silva-Telles (1996), bem exemplificam como se dá a estruturação e a sugestão de uma hipótese científica. Deste modo, recomenda-se que os mesmos sejam conhecidos. Na verdade, a hipótese das ingressões marinhas provenientes do mar de Tétis, durante o Aptiano–Albiano, têm bastante respaldo em trabalhos desenvolvidos por Dimas Dias-Brito, na década de 1980 e início dos anos de 1990. Para citar mais um exemplo, Dias-Brito (1992) apresentou um mapa paleogeográfico em que já se encontrava postulada a ocorrência de um "cinturão marinho circumplanetário de águas quentes" que foi designado pelo autor como o Megatétis Mesocretáceo.

B. Mapas Paleobatimétricos

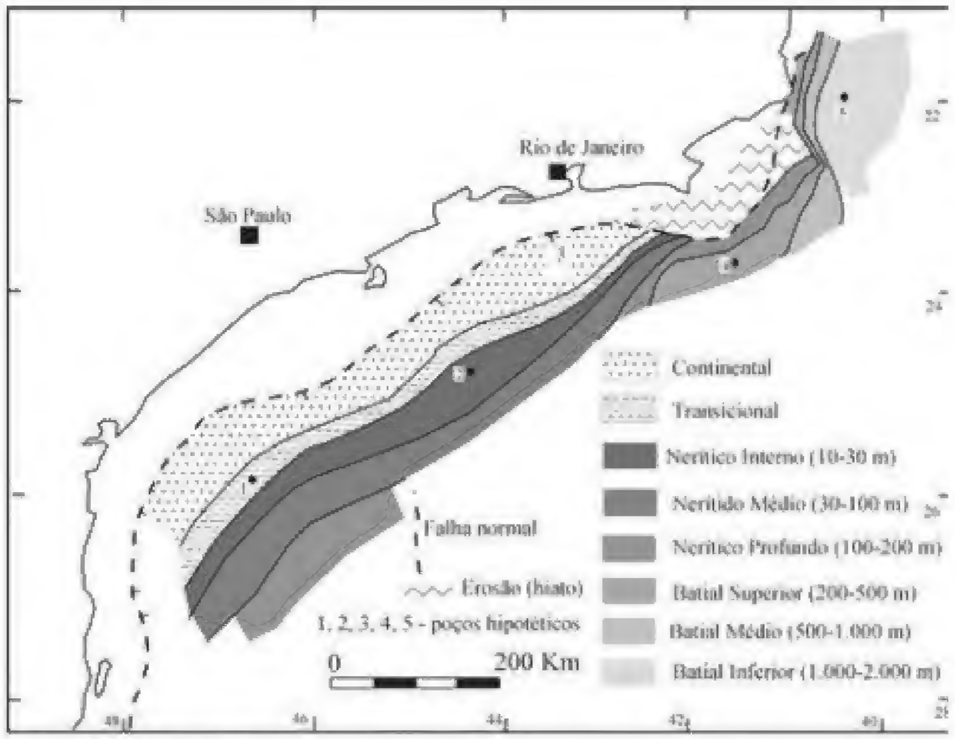
Com uma quantidade expressiva de informações paleoambientais e paleobatimétricas (**foraminíferos bentônicos**) relacionadas a algumas superfícies, bem ajustadas no tempo geológico, é possível a elaboração de mapas paleogeográficos e/ou paleobatimétricos relativamente detalhados para uma região sedimentar. Assim, por exemplo, em depósitos marinhos, informações paleobatimétricas bem datadas, podem fornecer subsídios que permitam a elaboração de mapas que expressam a tendência do comportamento do assoalho da bacia naquela idade. Estes mapas poderão revelar áreas mais rasas, outras mais profundas, discriminando a fisiografia do fundo da bacia no passado. A análise conjunta de uma série de mapas deste tipo, cada um relacionado a uma idade, poderá auxiliar sobremaneira o entendimento da evolução da bacia, inclusive do ponto de vista tectônico. Amplitudes e variações do nível de base (nível do mar) também podem ser especuladas.

A figura 14.7(A-B) ilustra dois mapas paleobatimétricos, de uma coletânea de seis, elaborados por Viviers & Azevedo (1988), para a Bacia de Santos e o extremo sul da Bacia de Campos. O Mais antigo (figura 14.7A) apresenta a interpretação da fisiografia da região, durante o Eomesoalbiano; o mais novo (figura 14.7B) relaciona-se à porção terminal do Maastrichtiano. Para a elaboração desses mapas, além das informações paleobatimétricas, foram empregadas também outras de natureza bioestratigráfica, sedimentológica (obtidas com a análise das amostras de poços) e sísmica (Viviers & Azevedo, 1988).

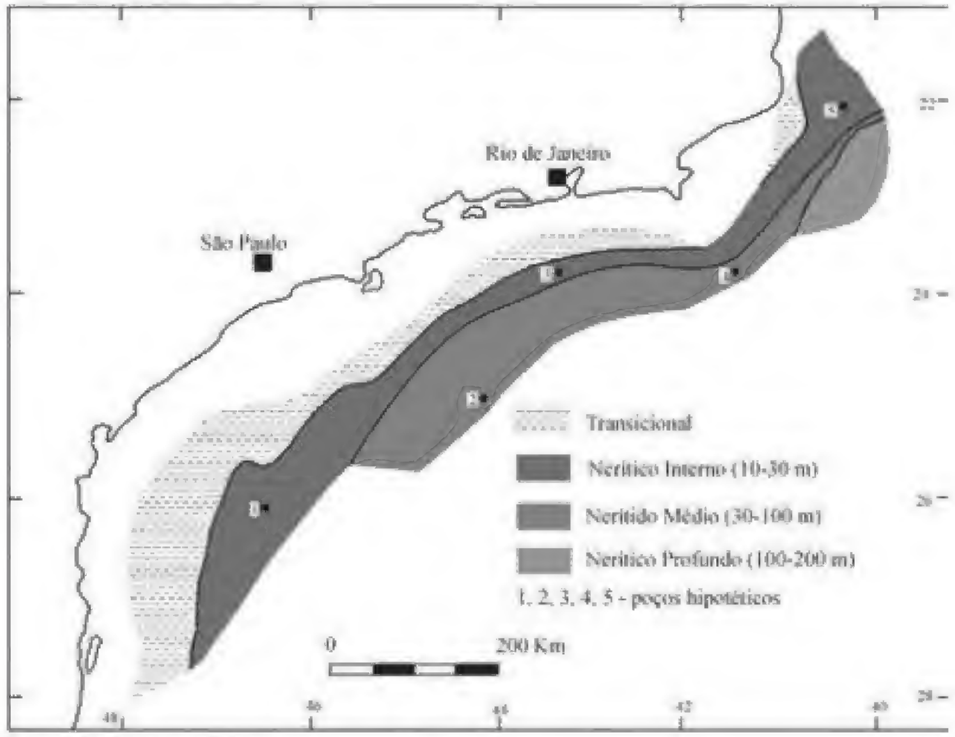
De acordo com a figura 14.7A, durante o Eomesoalbiano imperava, na área, ambientes proximais (Transicional e Nerítico), onde, nas faixas marinhas, as profundidades situavam-se entre Nerítico Interno e Nerítico Médio. Na região da Bacia de Santos, a fisiografia do fundo marinho era monótona e bastante regular, com baixo gradiente de inclinação. Em contrapartida, na porção nordeste, próxima à latitude de 22°S (já na Bacia de Campos), pode-se perceber um paleorrelevo submarino um pouco mais íngreme, revelando, em direção a *offshore*, profundidades relacionadas ao ambiente Nerítico Profundo. Além disso, a faixa relacionada ao ambiente Nerítico Médio era mais estreita, revelando, do mesmo modo, um gradiente maior.

A figura 14.7B é mais diversificada em termos de caracterização paleoambiental (paleobatimétrica), e representa a fisiografia da bacia durante o Maastrichtiano. Além da diversificação paleoambiental, ilustra um importante falhamento da bacia que aparentemente limita a ocorrência de depósitos maastrichtianos (a noroeste da falha não ocorrem depósitos dessa idade). Na região marcada por hiatos (erosão – entre os paralelos de 22° e 24°) tem-se delineado o Alto de Cabo Frio, feição estrutural que separa a Bacia de Santos da Bacia de Campos. A nordeste do Alto, tem-se uma pequena porção da Bacia de Campos. É interessante observar que somente na região do entorno do Alto, o ambiente Batial (Médio e Inferior) é registrado e as faixas neríticas são bastante estreitas, caracterizando, assim, um relevo bastante íngreme. Por esta idade, em grande parte da área investigada (Bacia de Santos), são registrados ambientes mais proximais (Nerítico, Transicional e Continental) também com baixos gradientes.

Na figura 14.7(A-B) são apresentados ainda cinco poços hipotéticos que foram posicionados para que o leitor verifique como se deu a variação da lâmina d'água (variação do nível do mar) entre os dois momentos retratados. Nos poços 1, 2 e 3 verifica-se uma redução da lâmina d'água (rebaixamento relativo do nível do mar) entre o Eomesoalbiano e Maastrichtiano. Por outro lado, nos poços 4 e 5, observa-se uma elevação relativa. Deve ser observado que os poços 1, 2 e 3, situam-se num mesmo contexto tectônico e diferente daquele dos poços 4 e 5. Estes últimos situam-se mais próximos ao Alto de Cabo Frio. Assim, em função do Alto, o aporte sedimentar era mais direcionado para a parte sudoeste da Bacia de Santos. Viviers & Azevedo (1988) observam com relação a este aspecto a tendência regressiva da sedimentação que se concentrava num embaiamento, formado a partir de feições positivas situadas a norte e a sul da bacia. A do norte é o próprio Alto de Cabo frio.


Rio de Janeiro
São Paulo
Continental
Transicional
Nerítico Interno (10-30 m)
Neritido Médio (30-100 m)
Nerítico Profundo (100-200 m)
Batial Superior (200-500 m)
Batial Médio (500-1.000 m)
Batial Inferior (1.000-2.000 m)
Falha normal
Erosão (hiato)
1, 2, 3, 4, 5 - poços hipotéticos
0
200 Km
46
44
42
40

intervalo Maastrichtiano


Rio de Janeiro
São Paulo
Transicional
Nerítico Interno (10-30 m)
Neritido Médio (30-100 m)
Nerítico Profundo (100-200 m)
1, 2, 3, 4, 5 - poços hipotéticos
0
200 Km
46
44
42
40

intervalo Eomesoalbiano

Figura 14.7 Exemplos de mapas paleobatimétricos – bacias de Santos e Campos, porção extremo sul, segundo Viviers & Azevedo (1988).

Considerações Finais

A informação micropaleontológica, pode contextualizar, em termos paleoambientais, os depósitos sedimentares que preenchem as bacias. Quer na simples caracterização de um paleoambiente, ou nas sucessões de paleoambientes registradas ao longo das pilhas sedimentares, a informação micropaleontológica soma-se às demais na árdua tarefa de entender a evolução das bacias. Com o advento da Estratigrafia de Sequências, surgido no final da década de 1970, os conceitos geológicos dos microfósseis foram prontamente ajustados objetivando integrarem-se de modo coerente a esta técnica de análise estratigráfica. Neste capítulo, foi apresentada também a contribuição do estudo dos microfósseis no que se relaciona à configuração dos continentes e mares do passado: tanto na abordagem continental e global (mapas paleogeográficos), quanto na abordagem regional (mapas paleobatimétricos). Por tudo que foi visto, sem dúvidas, o estudo dos microfósseis é imprescindível quando se deseja entender, no detalhe, a história de uma região sedimentar, especialmente aquelas que integram o Fanerozoico.

Referências

ANTUNES, R. L. 1997. *Introdução ao estudo dos nanofósseis calcários.* Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 115 p.

ANTUNES, R. L. 2003. A micropaleontologia na estratigrafia de sequências. *In*: HARTMANN (ed.). ENCONTRO SOBRE A ESTRATIGRAFIA DO RIO GRANDE DO SUL: ESCUDO E BACIAS, 1, Porto Alegre, *Anais*, Porto Alegre, SGB-Núcleo RS, p. 34-40.

ANTUNES, R. L. & MELO, J. H. G. 2001. Micropaleontologia e Estratigrafia de Sequências. *In*: SEVERIANO RIBEIRO, H. J. P. (org.). *Estratigrafia de Sequências – Fundamentos e aplicações*, capítulo 7. Editora UNISINOS, São Leopoldo, p. 137-218.

ARAI, M. 1999. A transgressão marinha mesocretácea: sua implicação no paradigma da reconstituição paleogeográfica do Cretáceo no Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE AS BACIAS CRETÁCEAS DO BRASIL, 5 e SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 1., 1999. *Boletim* Rio Claro: UNESP, p. 577-582.

ARAI, M. 2000. Chapadas: relict of mid-Cretaceous interior seas in Brazil. *Revista Brasileira de Geociências, 30*(3):432-434.

ARAI, M. 2007. *Sucessão das associações de dinoflagelados (Protista, Pyrrhophyta) ao longo das colunas estratigráficas do Cretáceo das bacias da margem continental brasileira: uma análise sob o ponto de vista paleoceanográfico e paleobiogeográfico.* Tese de Doutorado Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, 241 p. [não publicado].

ARAI, M.; MASURE, E. & LEMOS, V. B. 2007. South Atlantic Aptian palaeobiogeography: new data on Brazilian dinocyst occurrences. *In*: INTERNATIONAL PALAEOBIOGEOGRAPHY SYMPOSIUM, 1, 2007, Paris, *Abstracts*... Paris: Université Pierre et Marie Curie (Paris 6)/ Muséum national d'Histoire naturelle/ CNRS, 2007, p. 3.

AZEVEDO, R. L. M. 2004. Paleoceanografia e a evolução do Atlântico Sul no Albiano. *Boletim de Geociências da Petrobras, 12*(2): 231-249.

BOWN, P. R.; BURNETT, J. A. & GALLAGHER, L. T. 1992. Calcareous nannoplankton evolution. *In*: PROTO-DECIMA, F.; MONECHI, S. & RIO, D. (eds.). *Proceedings of the International Nannoplankton Association Conference.* Firenze, 1989, p. 1-18.

BOWN, P. R.; LEES, J. A. & YOUNG, J. R. 2004. Calcareous nannoplankton through time. *In*: THIERSTEIN, H. R. E. & YOUNG, J. R. (eds.). *Coccolithophores – From molecular processes to global impact.* Springer, Londres, p. 481-508.

DIAS-BRITO, D. 1987. A Bacia de Campos no mesocretáceo: uma contribuição à paleoceanografia do Atlântico Sul primitivo. *Revista Brasileira de Geociências, 17*(2): 162-167.

DIAS-BRITO, D. 1989. A micropaleontologia na indústria do petróleo. *Revista Brasileira de Geociências, 19*(2): 256-259.

DIAS-BRITO, D. 1992. Ocorrência de calcisferas pelágicas em depósitos carbonáticos do Atlântico Sul: impacto na configuração paleoceanográfica do Tétis cretácido. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 2, *Boletim*, Rio Claro, p. 30-34.

DIAS-BRITO, D. 1994. Comparação dos carbonatos pelágicos do Cretáceo médio da Margem Atlântica

Brasileira com os do Golfo do México: novas evidências do Tétis sulatlantiano. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 2, *Boletim*, Rio Claro, p. 9-18.

DIAS-BRITO, D. 1995. *Calcisferas e microfácies em rochas carbonáticas pelágicas mesocretáceas.* Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 688 p. [não publicado].

DIAS-BRITO, D. 2000. Global stratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology of Albian–Maastrichtian pithonellid calcispheres: impact on Tethys configuration. *Cretaceous Research, 21*: 315-349.

FIGUEIREDO, A. M. F. 1985. *Geologia das bacias brasileiras. In*: SCHLUMBERGER, Conferência de avaliações de Formações do Brasil, 1985. Schlumberger, Rio de Janeiro, p. 11-138.

FISHER, A. G. 1982. Long term climatic oscillation in stratigraphy. *In*: BERGER, W. H. & CROWELL, J. C. (eds.). *Climate in Earth History.* Washington, National Academic Press, p. 97-104.

GUZZO, J. V. P. 1997. *Estratigrafia Integrada e Paleolimnologia de uma seção de Idade Aratu (Eocretáceo) da Bacia do Recôncavo, NE do Brasil.* Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Pós-Graduação em Geociências, Dissertação de Mestrado, 251 p.

HART, M. B.; OXFORD, M. J. & HUDSON, W. 2002. The early evolution and palaeobiogeography of Mesozoic planktonic foraminífera. *In*: CRAME, J. A. & OWEN, A. W. (eds.). *Palaeobiogeography and Biodiversity change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations.* Geological Society, London, Special Publications, *194*: 115-125.

MENDES, J. C. 1984. *Elementos de Estratigrafia.* Ed. da Universidade de São Paulo (EDUSP). São Paulo, 565 p.

MENDES, J. C. 1988 *Paleontologia Básica.* Ed. da Universidade de São Paulo (EDUSP). São Paulo, 347 p.

ROTH, P. H. 1987. Mesozoic calcareous nannofossil evolution: relation to paleoceanographic events. *Paleoceanography, 2*: 601-611.

ROTH, P. H. 1989. Ocean circulation and calcareous nannoplankton evolution during Jurassic and Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 74*: 111-126.

SILVA-TELLES, A. C. 1996. *Estratigrafia de Sequências de alta resolução do Membro Coqueiros da Formação Lagoa Feia (Barremiano?/Aptiano da Bacia de Campos.* Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2 v., 268 p. [não publicado].

STEFFEN, D. & GORIN, G. 1993. Palynofacies of the Upper Tithonian-Berriasian deep-sea carbonates in the Vocotian Trough (SE France). *Bulletin Centres Recherches Explor-Prod. Elf Aquitaine*, Boussens, *17*(1): 235-247.

TAPPAN, H. P. 1968. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 4*:187-210.

TAPPAN, H. & LOEBLICH, A. R. 1973. Evolution of the ocean plankton. *Earth-Science Review, 9*: 207-240.

VIVIERS, M. C. & AZEVEDO, R. L. M. 1988. The southeastern area of the Brazilian Continental Margin: Its evolution during the Middle and Late Cretaceous as indicated by paleoecological data. *Revista Brasileira de Geociências, 18*(3): 291-298.

15

Microfósseis das Bacias Sedimentares Brasileiras

Tereza Regina Machado Cardoso
Lazaro Luiz Mattos Laut
Maria Antonieta da Conceição Rodrigues

O presente capítulo tem por objetivo ilustrar as ocorrências microfossilíferas mais significativas nos sedimentos paleozoicos e mesocenozoicos das bacias sedimentares brasileiras. Partimos do conceito da Micropaleontologia *latu senso* como sendo o ramo da paleontologia que abrange o estudo global do registro da vida microscópica compreendida entre 50 micrômetros e vários milímetros, podendo atingir centímetros em raros casos. Englobamos ainda, a Paleopalinologia que estuda os restos de microfósseis de composição orgânica (figura 15.1) e a Nanopaleontologia (que estuda os nanofósseis carbonáticos, que têm dimensões entre 1 e 50 micrômetros.

Os microfósseis como elementos preservados nos sedimentos são originados de diferentes grupos animais, protistas e plantas. Entre os protistas destacam-se os foraminíferos, radiolários, diatomáceas, nanofósseis e dinoflagelados No grupo dos artrópodes estão incluídos os ostracodes e conchostráceos e na paleopalinologia estão os esporos, pólens, dinoflagelados, quitinozoários, acritarcos, escolecodontes e palinoforaminíferos.

A micropaleontologia apresenta estreitas relações com as ciências geológicas, especialmente com a Estratigrafia, Sedimentologia e Biologia Geral constituindo-se como ferramenta importante nessas áreas de pesquisa. As principais características que torna os microfósseis importantes na aplicação de estudos bioestratigráficos, paleogeográficos, paleoclimáticos, paleoceanográficos e paleoecológicos ora compartilhadas, ora exclusivas de alguns grupos são:

a) a abundância em poucos gramas de sedimento;
b) a composição das carapaças que viabiliza a realização de análises geoquímicas, especialmente elementos-traço e isótopos estáveis no caso de carapaças carbonáticas;
c) variabilidade intraespecífica ou mudanças na composição de espécies; que reflete os parâmetros ambientais;
d) existência de táxons com longa distribuição temporal que permitem o estabelecimento de correlações atualísticas;

O estudo dos microfósseis também oferece a oportunidade de comparar padrões de extinção de formas planctônicas e bentônicas bem como de água rasa e profunda. Os micro-organismos planctônicos encontram-se dispersos nos corpos aquosos e são arrastados passivamente pelas correntes. Após a morte, suas carapaças se depositam junto com os sedimentos. Já os de hábito bentônico vivem junto ao substrato, na interface água-sedimento, ou ligeiramente enterrados nas camadas mais superficiais do substrato.

A paleopalinologia pode ter seus grãos tanto de origem continental ou marinha. Os grãos de origem continental, os polens e esporos possuem dois mecanismos básicos de dispersão: a água e o ar. No entanto, diversos trabalhos demonstraram que o meio de transporte mais efetivo para os palinomorfos em geral é a água. Uma vez depositados sobre a superfície da água, comportam-se de forma semelhante a um grão sedimentar. São transportados da mesma maneira que grãos terrígenos, uma vez que são também produzidos essencialmente fora do ambiente de sedimentação (elementos alóctones). A presença de correntes e a turbulência das águas (ambiente de alta energia) inibem a deposição dos palinomorfos. As altas taxas de sedimentação exerceriam um efeito de diluição desses microfósseis resultando num pequeno número de grãos de pólen e esporos por grama de sedimento.

Os palinomorfos de origem marinha são representados pelos dinoflagelados, acritarcos, palinoforaminíferos, quitinozoários, escolecodontes e pela matéria orgânica amorfa. Pelo fato de serem autóctones podem sofrer um pequeno transporte durante a sua trajetória na lâmina d'água até atingirem uma condição em que possam se depositar. Podem também apresentar os hábitos planctônico ou bentônico.

Os principais grupos de microfósseis serão abordados dentro do conceito estratigráfico de cada bacia.

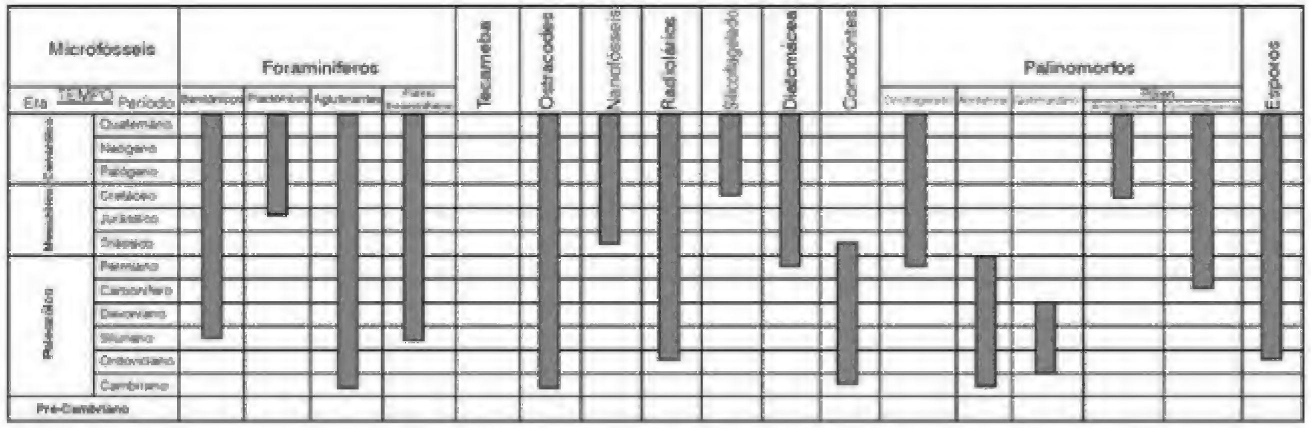


Figura 15.1 Distribuição temporal dos microfósseis.

As Bacias Sedimentares Brasileiras e seu Contexto Tectônico

As bacias sedimentares estão presentes em todos os continentes do planeta e o registro geológico mostra que elas existem desde os primórdios da evolução da Terra. Ocorrendo em diversos ambientes tectônicos, elas estão sujeitas a diferentes mecanismos e regimes de subsidência. Entende-se subsidência como o movimento de uma superfície, geralmente a superfície da Terra, à medida que ela se desloca para baixo relativamente a um nível de referência, geralmente o *nível médio do mar*, sendo que mais de um destes, podem ocorrer simultaneamente ou suceder um ao outro em série durante a evolução de uma bacia. Algumas são preenchidas com sedimentos exclusivamente terrestres, enquanto outras apresentam sedimentos marinhos, ou sedimentos de ambas as origens.

São conhecidas cerca de oitocentas bacias ou províncias sedimentares na superfície do globo terrestre. Destas mais de seiscentas são razoavelmente conhecidas quanto ao arcabouço estrutural e estratigráfico.

O Brasil possui 35 bacias sedimentares principais, que se distribuem por mais de 6,4 milhões de quilômetros quadrados, sendo 4,9 em terra e 1,5 na plataforma continental, até a lâmina d'água de três mil metros (figura 5.2). Destas, 19 são exclusivamente terrestres, sete exclusivamente marinhas e as nove restantes costeiras, que se estendem do continente em direção a plataforma continental. Sua evolução consiste em uma combinação e sucessão de diversos processos de formação de bacias, que incluem:

1) extensão continental;

2) subsidência termal sobre grande área;

3) ajuste isostático posterior (Klein, 1995).

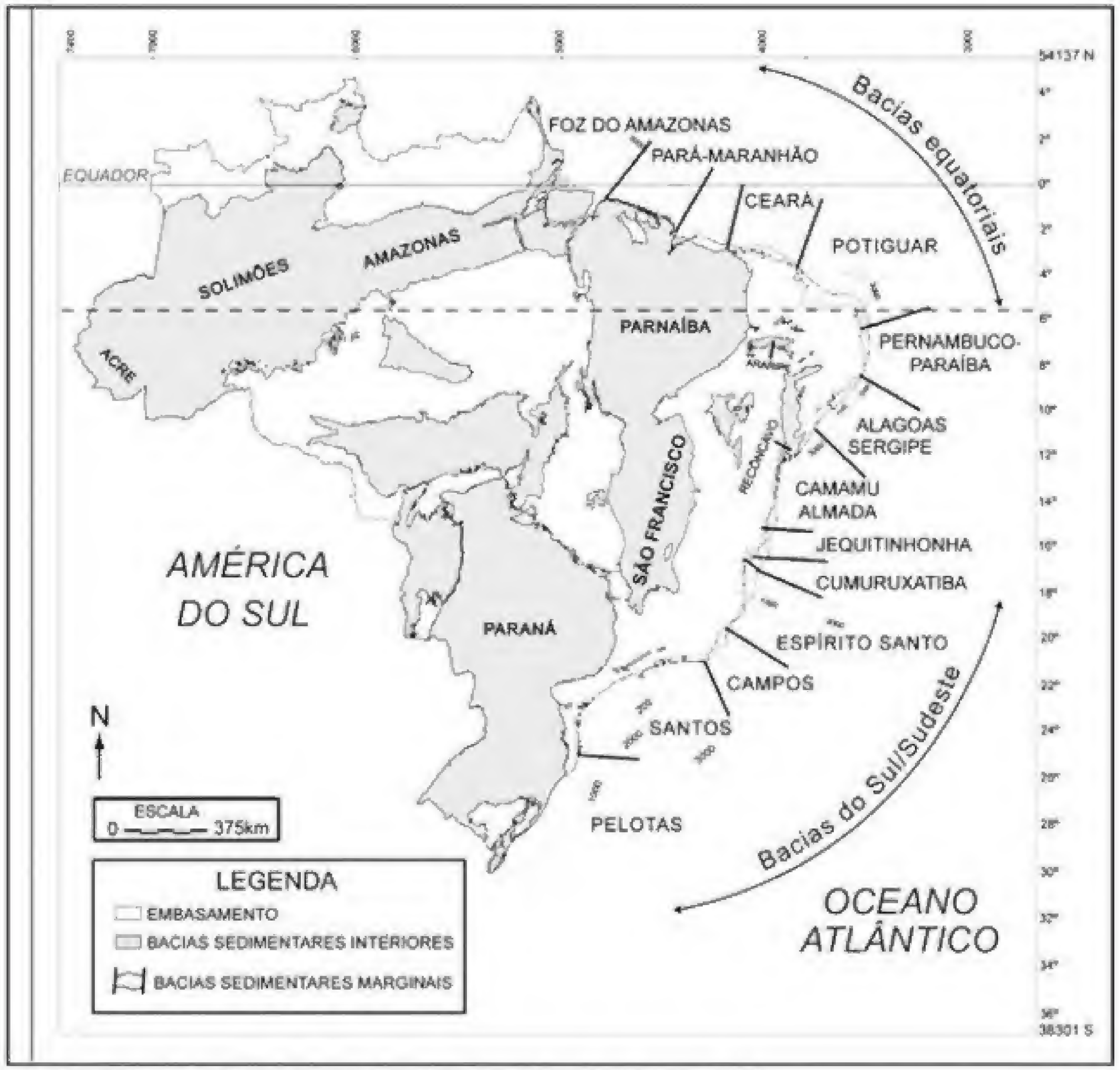


Figura 15.2 Principais bacias sedimentares brasileiras (Arai & Lana, 2004).

Proterozoico

A. Bacias Pré-Cambrianas

O Pré-Cambriano engloba o intervalo de tempo entre a formação da Terra (há 4,6 bilhões de anos) e o início do Cambriano (há 542 milhões de anos). Quanto à distribuição de terras no Pré-Cambriano sabe-se que existiam dois escudos: o arqueo-ártico localizado ao redor do pólo norte e o afro-brasileiro-indo-malgaxe, na região equatorial, ambos separados por um mar alongado – mar de tethis. A intensificação dos estudos de rochas pré-cambrianas por métodos de datações radiogênicas tais como rubídio-estrôncio e samário-neodímio demonstraram que esse tempo representa 87% de toda a história da Terra e que tem na escassez de fósseis, no intenso metamorfismo e reciclagem de suas rochas alguns dos principais motivos que dificultam os estudos desses sedimentos. Muitos dos eventos da história da Terra e da vida ocorreram durante o Proterozoico médio tais como o surgimento do oxigênio que a partir de seres fotossintetizantes (as cianobactérias), deram origem aos eucariontes e seres multicelulares superiores.

B. Bacia do São Francisco

O registro micropaleontológico em sedimentos proterozoicos brasileiros teve início na Bacia do São Francisco devido a interesse exploratório em hidrocarbonetos pela Petrobras. Possui 150 000 km^2 de área e abrange parte dos estados do Tocantins, Bahia, Goiás e Minas Gerais. Diferenças tectônicas, estratigráficas e ambientais a divide em dois domínios: Sub-bacia de Urucuia a Norte e Sub-bacia Abaeté a Sul.

O Grupo Espinhaço (Minas Gerais) registrou ocorrência de acritarcos dos gêneros *Kildinella*, *Vandalosphaeridium*, e *Stictosphaeridium* que se distribuem do Neorifeano ao Vendiano, indicando origem marinha a esses sedimentos com idade em torno de 650 milhões de anos. Indica-se origem marinha a esses sedimentos com idade em torno de 650 milhões de anos. Os acritarcos são eucariontes, unicelulares, de pequenas dimensões (5 a 150 um), com parede orgânica composta de esporopolenina resistente a ácidos e morfologia variada. São excelentes indicadores de ambiente marinho ótimos guias principalmente para o Ordoviciano, Siluriano e Devoniano. Ocorrem nas bacias do Solimões (Ordoviciano), Parnaíba (Siluriano, Devoniano), Amazonas (Siluriano, Devoniano) e Bacia do Paraná (Siluriano ao Permiano).

Fanerozoico

Bacias Paleozoicas

No decorrer de grande parte do Siluriano o craton sul americano encontrava-se emerso e foi neste intervalo de tempo que se definiram as grandes estruturas tectônicas que limitam as bacias intracratônicas comumente "chamadas" de paleozoicas sem deixar de assinalar que os dobramentos brasilianos sugerem que as bacias do Paraná e Parnaíba já estariam em fase embrionária no final do Pré-Cambriano (Milani,1992). Desse modo foram individualizadas as referidas bacias que através da análise paleogeográfica permitiu identificar durante o Paleozoico comunicações interbacinais, fato que pode ser comprovado através das associações de microfósseis. As bacias sedimentares do Amazonas, Parnaíba, Paraná, Alto Tapajós, Parecis-Alto Xingu, Recôncavo-Tucano e Bacias Costeiras mostram forte relação com essa compartimentação pré-cambriana em blocos, pois resultaram, em grande parte, da movimentação relativa desses blocos ao longo das descontinuidades e suturas que os limitam (figura 15.2). As bacias do Amazonas, Alto Tapajós e Parecis-Alto Xingu encontram-se integralmente localizadas na extensa Região Norte do Brasil, já as bacias do Paraná, Parnaíba e Recôncavo-Tucano ocupam, respectivamente, grandes partes das regiões Sul, Sudeste, Centro-Oeste, Norte e Nordeste.

As **bacias intracratônicas** caracterizam-se por grandes dimensões e rampas com mergulhos suaves constituindo região de história geológica longa e complexa, onde se depositaram espessas sequências de rochas sedimentares paleozoicas e mesozoicas, algumas com intenso magmatismo básico e alcalino associado. Dentro dessa categoria serão abordadas as bacias do Amazonas, Parnaíba, Paraná e Araripe.

As **bacias marginais** brasileiras compartilham, de uma forma geral, grandes semelhanças quanto à evolução tectônica e história do preenchimento sedimentar.

Sabe-se que a margem Atlântica Equatorial foi formada em três eventos distensivos durante o **Mesozoico**. O primeiro ocorreu em partes no interior do Pangea durante o Neotriássico que resultou na formação do oceano Atlântico Central. No segundo evento ocorreu o rifteamento no início do Eocretáceo (Valanginiano) que originou as bacias do Marajó e Grajaú e do sistema de Grabens do Gurupi. O terceiro evento distensivo que gerou as bacias de Potiguar, Ceará, Barreirinhas e Pará-Maranhão e que ampliou a Bacia da Foz do Amazonas se deu também no Eocretáceo (Albiano). No final do Eocretáceo os esforços distensivoss e concentraram nas bacias da Foz do Amazonas, Barreirinhas e Pará-Maranhão levando à ruptura dos continentes sul-americano e africano e a formação da crosta oceânica. (Soares Júnior *et alii*, 2008). Desse modo as bacias Costeiras têm sua localização limitada a estreitas faixas do litoral, expendendo-se pela plataforma continental e por vezes chegando ao talude.

As bacias cenozoicas (com sedimentos mais jovens que 65 milhões de anos) ocorrem ao longo de toda a margem atlântica brasileira, com sedimentos depositados sob forte influência continental, que vem preferencialmente sendo datados com o auxílio da

Palinologia, cujas informações também são de grande valia para os estudos paleoclimáticos.

As descrições resumidas das bacias sedimentares estão agrupadas intracratônicas e bacias marginais. Algumas bacias que estão fora dessa classificação serão abordadas por apresentarem conteúdo micropaleontológico relevante. Elas abrangem tanto as sinéclises proterozoicas, paleozoicas, e mesocenozoicas.

Bacia do Paraná

A Bacia do Paraná constitui a maior bacia intracratônica conhecida, abrangendo uma superfície total de 1 600 000 km dos quais pouco mais de 60% situa-se em território brasileiro. Instalada a partir do Período Siluriano, época em que ocorreu a primeira invasão marinha e deixa registros desse evento nos estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

A sequência mais antiga da bacia tem idade entre o Neo-ordoviciano e o Eossiluriano, correspondendo litoestratigraficamente ao **Grupo Rio Ivaí**, constituído de um pacote arenoso inferior, arcoseano em sua base e quartzítico no topo (Formação Alto Garças), cobertos por diamictitos (**Formação Iapó**) e culminando com pelitos fossilíferos da **Formação Vila Maria**, que constitui um importante datum cronoestratigráfico ao estudo desta sequência. Ocorrência de esporos de plantas e fitoplâncton (acritarcos e algas prasinófitas) posicionaram a Formação Vila Maria no Llandovery.

Ao final desse ciclo ordovício–siluriano, um importante episódio regressivo originou a discordância que marca o topo do Grupo Rio Ivaí. Já a supersequência que se segue, (Devoniana), composta pelas Formações Furnas e Ponta Grossa tem idade Praguiana a Emsiana assinalada recentemente para este intervalo através de miósporos e quitinozoários, esporos e escolecodontes. abundância e diversidade de ficomatas são também expressivas neste intervalo. Escolecodontes são peças bucais, compostas por quitina, de vermes marinhos (maxilares dorsais e mandíbulas ventrais de anelídeos e poliquetas) com morfologia variável e dimensões variando entre 0.1 a 4 milímetros. Surgiram no Ordoviciano Inferior e são encontrados até o Recente, mas sua maior diversidade encontra-se no intervalo Ordoviciano Superior ao Devoniano.

Para o pré-Carbonífero, a bacia pode ser subdividida em duas sub-bacias: Sub-Bacia de Apucarana, ao sul e Sub-Bacia de Alto Garças, ao norte reunidas como Grupo Chapada e que apresentam ocorrências de acritarcos.e biozoneamentos com base em miósporos e quitinozoários. O termo esporo deriva da palavra *spora* que significa semente Esporos são unidades reprodutivas microscópicas, assexuadas e unicelulares dos vegetais criptógamos. A parede celular – ou exina – é constituída por esporopolenina, uma das estruturas mais resistentes de todos os seres vivos, permanecendo inalterada por milhões de anos, mesmo após a morte do conteúdo celular.

Miósporo é um termo geral usado para todos os esporos fósseis menores do que 200µm, incluindo os criptosporos, isósporos, micrósporos, pequenos megásporos, pré-pólen ou grãos de pólen. Os miósporos são produzidos nos esporângios e formados a partir de uma célula mãe que se divide por meiose, em quatro, formando uma tétrade.

Ocupando áreas significativas a norte, e a oeste da bacia afloram arenitos, siltitos, conglomerados, diamictitos e arcósios da Formação Aquidauana, associados à extensa glaciação do Permo-Carbonífero e correlacionáveis aos arenitos, siltitos, arcósios, diamictitos, varvitos e tilitos da Formação Itararé, que acompanha a borda oriental da Bacia do Paraná, desde o litoral sul de Santa Catarina até a divisa dos estados de São Paulo e Minas Gerais, na região entre Ribeirão Preto e Poços de Caldas.

O pacote paleozoico descrito reflete ambientes deposicionais relacionados a três sequências sedimentares transgressivas-regressivas, correspondentes ao Siluriano, Devoniano e Permo-Carbonífero, fortemente condicionadas por glaciação, mudanças do nível do mar e deformações resultantes das orogenias andinas, enquanto o pacote mesozoico é constituído por sequências continentais intensamente influenciadas por clima árido e esforços decorrentes da abertura oceânica e deriva continental (Zalán *et alii*, 1990).

O período Permiano da bacia detém escasso registro microfossilífero, com exceção da sua porção mais basal, onde são encontrados miósporos. A parte superior regressiva está registrada nas rochas marinhas e transicionais do Grupo Passa Dois (Formação Irati) com registro marinho comprovado pela ocorrência de acritarcos e prasinófitas no Membo Taquaral no Estado do Paraná.

Para a seção neopaleozoica (intervalo Pensilvaniano–Permiano) da Bacia do Paraná destacam-se os esporos e grãos de pólen, estes últimos representados por formas sacadas, poliplicadas e colpadas (figura 15.3). Os acritarcos *Comasphaeridium daemoni*, *Dictyotidium souzae* e *Micrhystridium toigae* associados a esporos e pólen bem caracterizam o Carbonífero e Permiano da Bacia do Paraná no Estado de São Paulo.

A porção superior da sequencia carbonífera–eotriássica documenta a progressiva continentalização a que foi então submetida a Bacia do Paraná. A **Formação Teresina** e a **Formação Rio do Rasto**, constituem uma seção sedimentar muito espessa de idade triássica, em parte datada através de dados palinológicos (pólens).

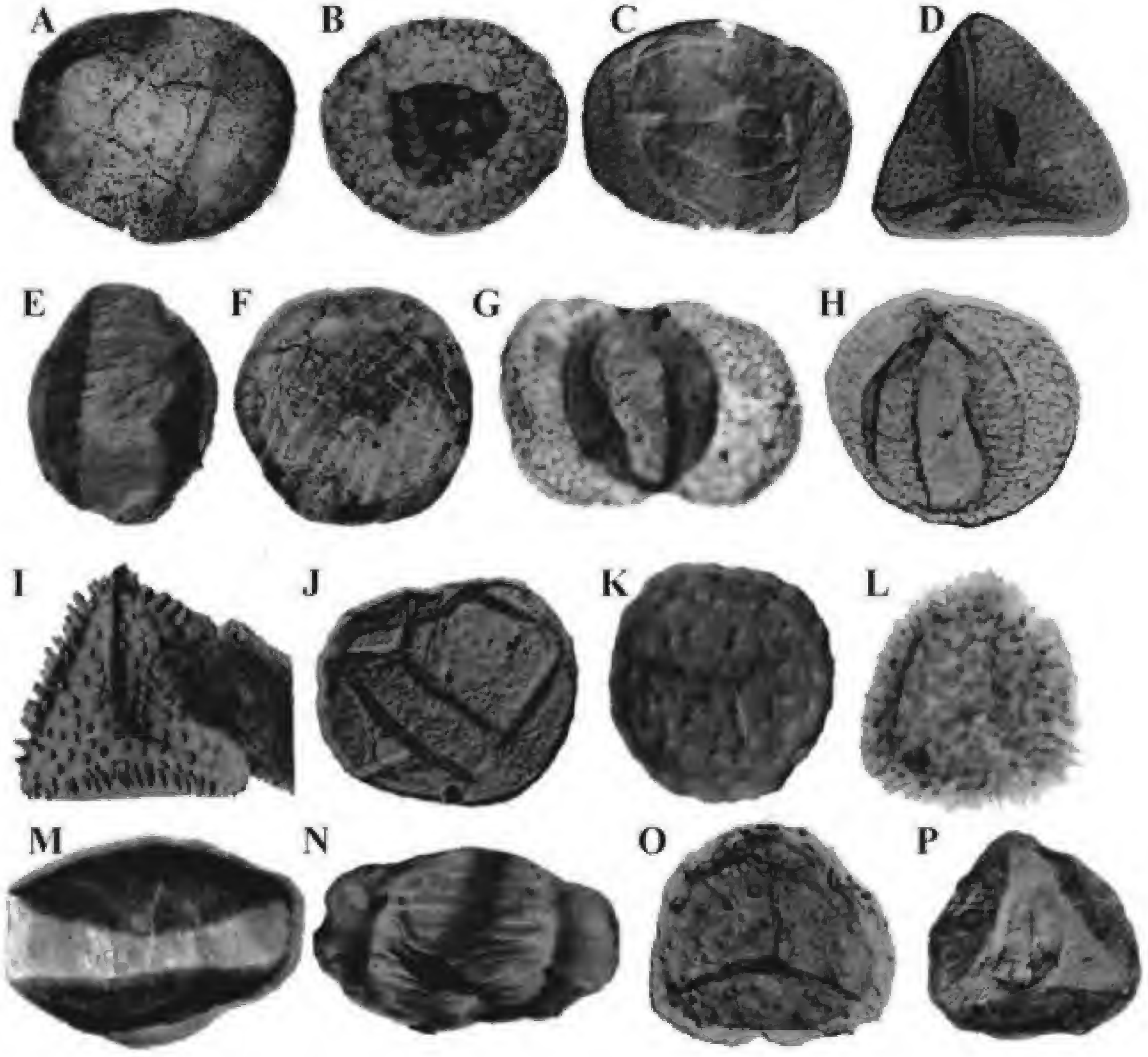


Figura 15.3 Pólen e esporos do Carbonífero (Quadros *et alii*, 1995) (A) *Crucisacccites latisulcatus*. (B) *Florinites antiquus*. Pólen e esporos do Carbonífero Superior/Permiano Inferior: (C) *Comoplexisporites polymorphus*. (D) *Granulatisporites angularis*. (E) *Protohaploxypinus amplus*. (F) *Striomonosaccites crucistriatus*. Pólen e Esporos do Permiano: (G) *Alisporite australis*. (H) *Alisporites splendens*. (I) *Anapiculatispotes subbaculiferus*. (J) *Clamospora minuta*. (K) *Convolutispora candiotensis*. (L) *Cristalispotites lestai*. (M) *Fusacolpites fusus*. (N) *Hamiapollenites bullaeformis*. (O) *Lundbladispora iphilegna*. (P) *Stellapollenites talchirensis*.

A supersequência carbonífera–eotriássica compreende também as diversas formações componentes dos grupos Itararé, Guatá e Passa Dois. Dentre os diversos termos litológicos presentes no Subgrupo Itararé, destacam-se os carvões pela potencialidade bioestratigráfica, onde trinta e quatro taxa foram identificados com predomínio absoluto de esporos triletes zonados. O período Permiano da bacia detém escasso registro microfossilífero, com exceção da sua porção mais basal, onde são encontrados miósporos. A parte superior, regressiva, está registrada nas rochas marinhas e transicionais do Grupo Passa Dois (Formação Irati) com registro marinho comprovado pela ocorrência de acritarcos e prasinófitas no Membo Taquaral no Estado do Paraná, Serra Alta, Teresina, Corumbataí e Rio do Rasto. Registramos no Permo-Carbonífero desta sequência acritarcos e algas prasinófitas de significativa importância cronoestratigrafica (figura 15.4).

A sequência neotriássica é representada pelas formações Piramboia (afossilífera) e Rosário do Sul. A sequência Triássico Médio a Superior, que encerra a sedimentação na bacia, ocorre apenas no estado do Rio Grande do Sul e no norte do Uruguai.

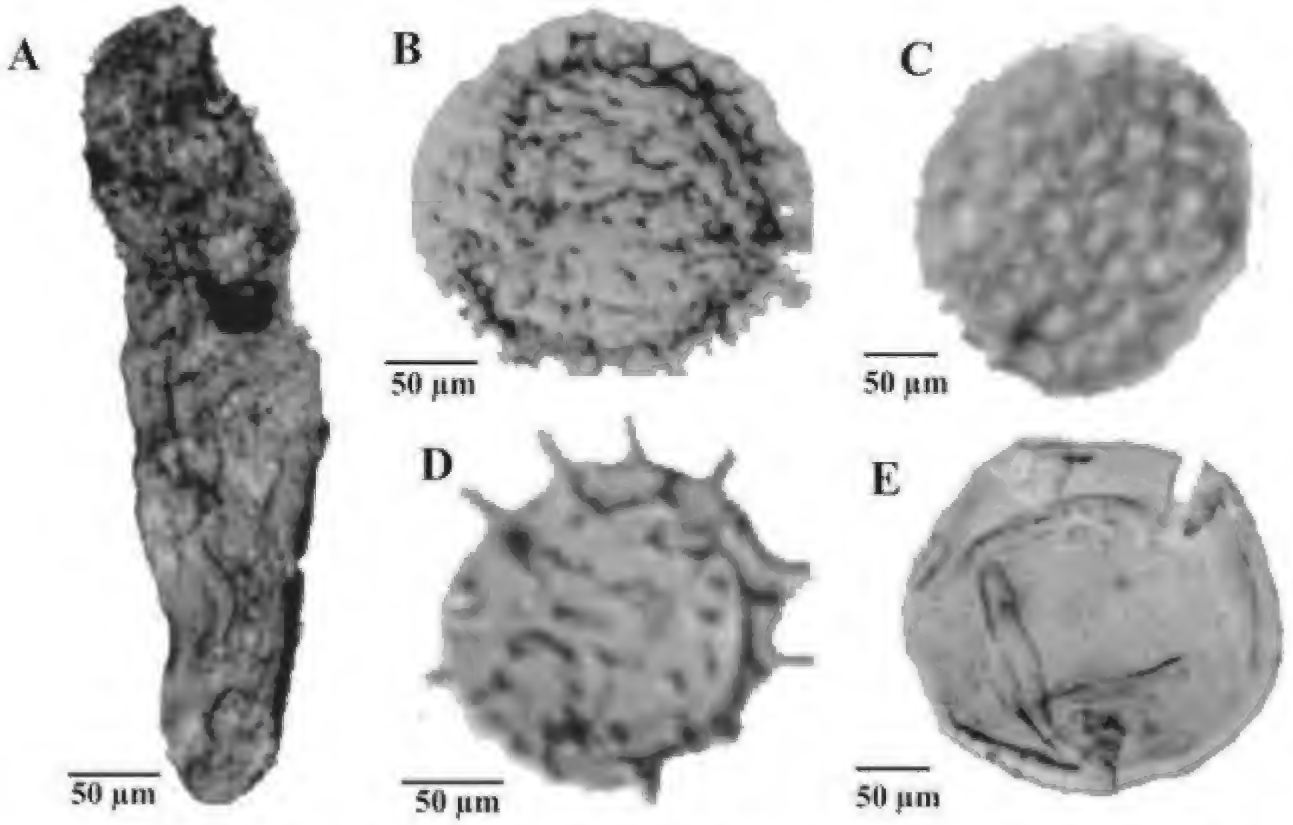


Figura 15.4 Acritarcos do Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná (Quadros, 2002): (A) *Deusilites tenuistriatus*. (B) *Comasphaeridium daemoni*. (C) *Dictyotidium suouzae*. (D) *Michystridium breve*. (E) *Tasmanites* sp.

Bacia do Parnaíba

A Sinéclise do Parnaíba , *stricto sensu*, é uma bacia intercratônica disposta na Plataforma Sul-Americana, desenvolvida essencialmente sobre crosta continental bastante tectonizada, e preenchida por rochas sedimentares, e vulcânicas e plutônicas básicas, cujas idades variam desde o Ordoviciano até o Cretáceo, com uma espessura em torno de 3 000 m Engloba a quase totalidade dos estados do Piauí, Maranhão e Tocantins. Está limitada geologicamente a norte pelo arco Ferrer–Urbano Santos, que a separa das bacias de São Luís e Barreirinhas, na margem continental; ao sul pelo arco do Médio São Francisco, separando-a da Bacia do São Francisco; e a nordeste, pelo arco de Tocantins, que a separa da Bacia de Marajó. Os depósitos paleozoicos, diferentemente dos existentes nas demais bacias brasileiras, encontram-se expostos também em amplas áreas da parte central da bacia. Sua sedimentação propriamente dita inicia-se com os depósitos do Grupo Serra Grande composto pelas formações Ipu, Tianguá e Jaicós. A Formação Tianguá apresenta palinomorfos marinhos (algas, esporos, quitinozoários e acritarcos), além de graptólitos, que lhe assegura a idade Wenlock (parte superior do Siluriano Inferior) à época da deposição. Um quitinozoário individual pode ser definido como uma pequena vesicula de parede orgânica, provida de uma abertura. Foram provavelmente corpos reprodutivos de metazoários planctônicos marinhos extintos, os assim chamados quitinozooffóros, com surgimento no inicio do Tremadociano e extinção durante o Fameniano, ou pelo menos produziam vesículas fossilizáveis durante este período. Na Formação Jaicós a presença de quitinozoários (figura 15.5) indicam idades entre o Llandovery e o Pridoli (Siluriano). A sequência devoniana representada no Grupo Canindé é composta pelas formações Itaim, Pimenteira, Cabeças, Longá e Poti. Ocorrências de palinomorfos, principalmente quitinozoários levaram Grahn (1992) e Melo *et alii* (in Góes & Feijó, 1994) a atribuir a idade eifeliana inferior para os depósitos da Formação Itaim e Pimenteira. Nesta última quitinozoários, esporos, escolecodontes e acritarcos são abundantes e sugerem a idade givetiana–frasniana para estes depósitos (figuras 15.6 e 15.7). Ainda os palinomorfos presentes na Formação Longá indicam idade fameniana.

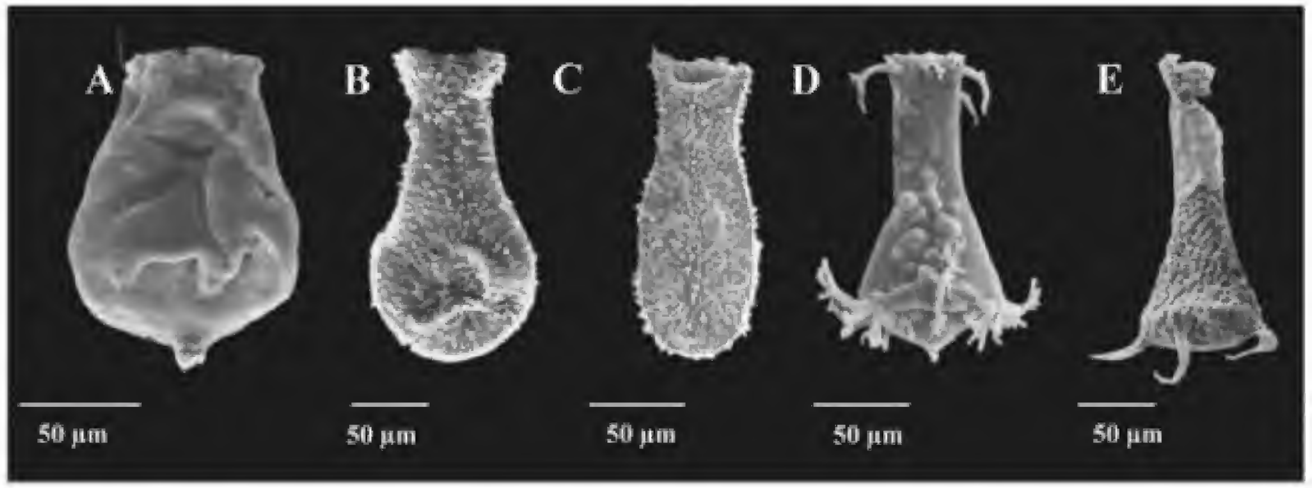


Figura 15.5 Quitinozoários do Siluriano Inferior da Bacia Parnaíba (Grahn & Melo 2005): (A) *Linochitina jardinei* (Formação Tinguá). (B) *Fungochitina pilosa* (Formação Tianguá). (C) *Angochitina* cf. *A. cyrenaicensis* (Formação Tianguá). (D) *Ancyrochitina postdesmea* (Formação Ipu). (E) *Ancyrochitina arirambaense* (Formação Tianguá).

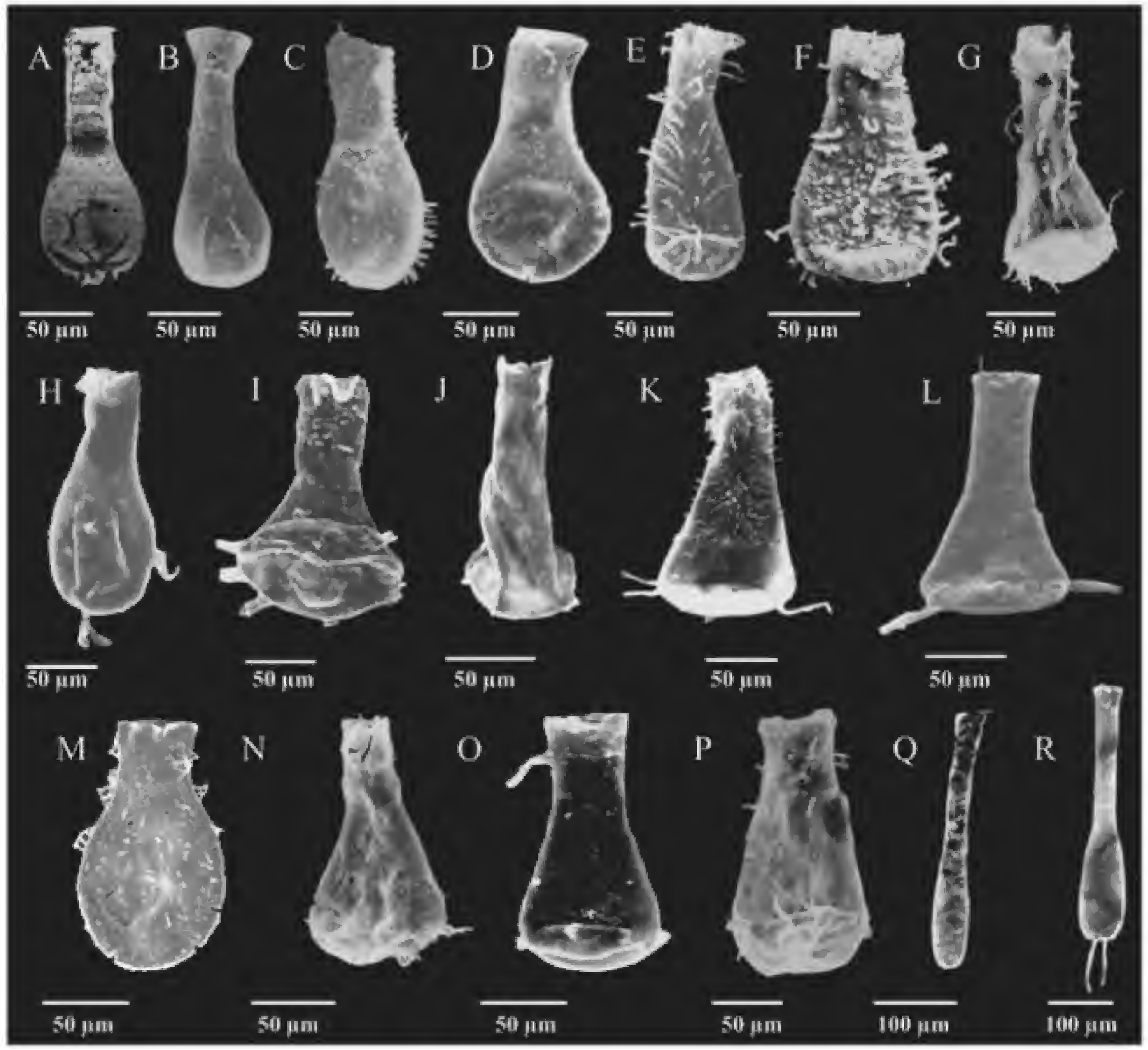


Figura 15.6 Quitinozoários do Devoniano Inferior da Bacia Parnaíba (Grahn & Melo, 2005): (A) *Lagenochitina* sp. B. (Formação Pimenteira). (B) *Fungochitina microspinosa* n. sp. (Formação Jaicó). (C) *Angochitina daemoni* (Formação Pimenteira). (D) *Angochitina mourai* (Formação Cabeças). (E) *Ramochitina ramosi* (Formação Itaim). (F) *Ramochitina stiphrospinata* (Formação Pimeinteira). (G) *Ramochitina pimenteiraense* (Formação Pimenteira). (H) *Ramochitina* cf. *R. oliveirai* (Formação Cabeças). (I) *Ancyrochitina cornigera* (Formação Pimenteira). (J) *Ancyrochitina latipes* (Formação Pimenteira). (K) *Ancyrochitina morzadeci* (Formação Pimenteira). (L) *Ancyrochitina simplex* (Formação Itaim). (M) *Ramochitina* cf. *R. aurita* (Formação Cabeças). (N) *Ancyrochitina taouratinensis* (Formação Pimenteira). (O) *Ancyrochitina* aff. *A. langei* (Formação Pimenteira). (P) *Ancyrochitina* cf. *A. morzadeci* (Formação Pimenteira). (Q) *Sommerochitina* aff. *S. langei* (Formação Cabeças). (R) *Sommerochitina langei* (Formação Cabeças).

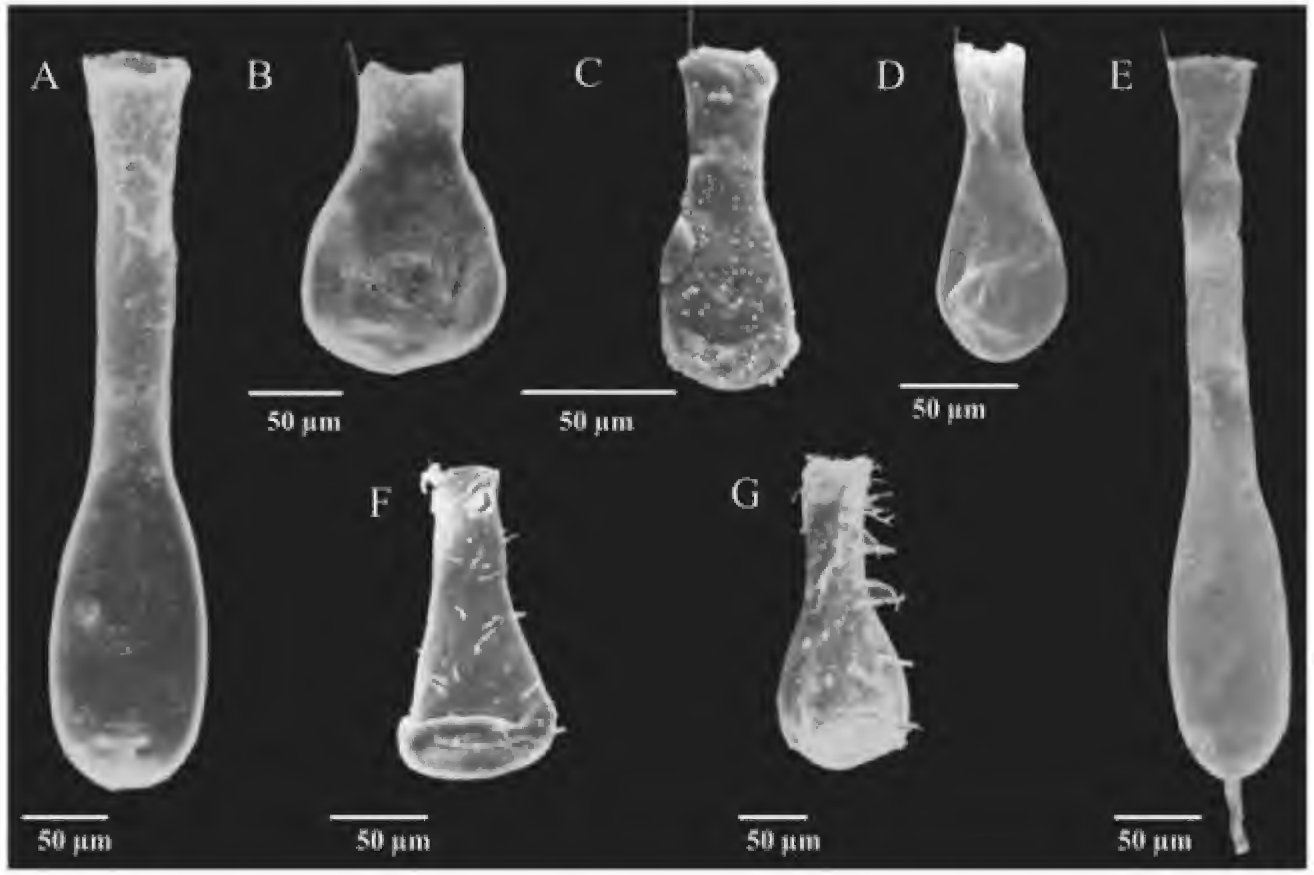


Figura 15.7 Quitinozoários do Devoniano Superior da Bacia Parnaíba (Grahn & Melo, 2005): (A) *Lagenochitina avelinoi* (Formação Pimenteira). (B) *Lagenochitina sommeri* (Formação Pimenteira). (C) *Angochitina parnaibaense* (Formação Cabeças). (D) *Urochitina bastosi* (Formação Pimenteira). (E) *Angochitina* aff. *A. daemoni* (Formação Pimenteira). (F) *Ramochitina kegeli* (Formação Pimenteira). (G) *Ramochitina* cf. *R. boliviensis* (Formação Pimenteira).

O Grupo Balsas constituído pelas formações Piauí, Pedra-de-Fogo, Motuca e Sambaíba representa a Supersequencia Carbonífero–Triássico que apresenta uma associação de foraminíferos aglutinantes e calcários, equinodermos, ostracodes, micromoluscos e outros microfósseis, além palinomorfos com predominância de polens sacados, bissacados e teniados.

Na sequência cretácea intercala-se, entre as formações Grajaú e Itapicuru, delgado pacote de calcários, margas e argilitos da Formação Codó altamente microfossilíferos. São os palinomórfos indicativos da idade Aptiano–Albiano para esse intervalo estratigráfico.

Depósitos terciários são pouco expressivos e raros na bacia, contudo merece atenção as "Camadas Nova Iorque", descritas originalmente por Plummer (1946) nas proximidades do vale do rio Parnaíba. Estas camadas no Maranhão foram como Plioceno como base na composição polínica (figura 15.4).

Bacia do Amazonas

A história geológica da Bacia do Amazonas inicia-se com os primeiros estágios de formação do Supercontinente Gondwana, no final do Pré-Cambriano. Caracteriza-se por ser uma bacia intracratônica gerada através da movimentação e colisão de placas tectônicas (Scotese & Mckerrow, 1990).

O registro paleozoico ocorre pela deposição da Supersequência Ordoviciano–Devoniano composta pelos clásticos marinhos das formações Autás-Mirim, Nhamundá, Pitinga e Manacapuru reunidas no Grupo Trombetas. É separada pelo hiato da Supersequência Devoniano–Carbonífero gerada através de um novo ciclo transgressivo-regressivo com sedimentação e novas incursões glaciais. Mantêm-se aqui as mesmas condições da sequência anterior, sem conexão com a Bacia do Solimões. Compõe-se pelas formações Maecuru,

Ererê, Curuá, Oriximiná e Faro, que representam a sedimentação flúvio-deltaica e nerítica dos grupos Urupadi (as duas primeiras) e Curuá (as três últimas). O Grupo Tapajós, composto pelas formações Monte Alegre, Itaituba, Nova Olinda e Andirá, possui um amplo espectro de ambientes de sedimentação clásticos, carbonatos e evaporitos, tanto continentais como marinhos restritos, que formam a Supersequência Carbonífero–Permiano.

A sedimentação na Bacia do Amazonas é encerrada pela deposição de duas sequências continentais, uma cretácea superior (Formação Alter do Chão) e outra cenozoica (formações Solimões e Içá), depositadas por sistemas fluviais e flúviolacustres.

No Grupo Trombetas a supersequência Ordoviciano–Devoniano contêm além dos acritarcos, quitinozoários, clorófitas, esporos, e criptósporos e escolecocodontes. Durante o Ordoviciano as primeiras ocorrências microfossilíferas foram registradas com os quitinozoários nas formações Autás-Mirim e Nhamundá, que são de grande valia para correlação de biozonas. Para o Siluriano, os quitinozoários identificados para o intervalo da Formação Manacapuru apresentam duas associações bem distintas e que indicam o limite Siluriano–Devoniano: uma do Pridoli (Siluriano Superior), e outra do Lochkoviano inferior (Devoniano Inferior), com quitinozoários, esporos, criptósporos, acritarcos, algas prasinófitas e escolecodontes encontrados nas formações Pitinga e Manacupuru. Vale ressaltar que os acritarcos dos gêneros *Deunffia* e *Domasia* são taxa importantes que definem o intervalo Llandovery – Wenlock, cujo valor cronoestratigráfico é inegável uma vez que os mesmos restringem-se mundialmente ao Siluriano (figura 15.8).

Durante o Devoniano verifica-se variado conteúdo microfossilífero com destaque para miósporos utilizados no zonamento do Devoniano basal da Bacia do Amazonas registrados na Formação Maecuru. No Devoniano Superior (Barreirinha e Curuá) ocorrem acritarcos (figura 15.9), miósporos e quitinozoários.

A partir do Carbonífero (Mississipiano superior) identificam-se consideráveis registros de microfósseis, com destaque para acritarcos, conodontes e foraminíferos das formações Monte Alegre e Itaituba. Na Formação Itaituba, localizada na borda sul da Bacia do Amazonas, ocorrem os palinomorfos, *Costatascyclus crenatus*, *Protohaploxypinus amplus*, *Spelaeotriletes arenaceus*, *S. triangulus*, *Meristocorpus explicatus*, *Striomonosaccites incrassatus* e *Meristocorpus* sp. B que constituem espécies bioestratigraficamente importantes, indicando idade Atokano médio, confirmado pelos conodontes.

O Período Permiano da bacia detém escasso registro fossilífero, com exceção da sua porção mais basal (Fm. Andirá) onde são encontrados miósporos (figuras 15.5, 15.6 e 15.7).

Bacia do Solimões

A Bacia do Solimões localiza-se na região norte do Brasil, Estado do Amazonas. Trata-se de uma bacia paleozoica intracratônica com cerca de 950 000 km² de área sedimentar total. Sua gênese ainda é incerta. Uma das hipóteses mais recentes admite que seja de origem e subsidência regional em regime flexural, progressivo de oeste para leste, relacionado a um rifteamento paralelo à borda oeste do continente Gondwana, no Ordoviciano. A Bacia do Solimões juntamente com a do Amazonas, corresponde à primitiva Bacia do Amazonas, dividida em três domínios: Alto, Médio e Baixo Amazonas, separados, respectivamente, pelo Alto de Purus e pelo Alto de Monte Alegre. O Alto de Carauari divide a Bacia do Solimões em Sub-bacia do Juruá, a leste e Sub-bacia do Jandiatuba, a oeste. O registro sedimentar pode ser dividido em cinco unidades deposicionais limitadas por discordâncias regionais: formações Benjamin Constant e Jutaí e Grupos Marimari, Tefé e Javari, incluindo-se ainda o magmatismo Penatecaua de idade Triássica. Uma vez estabelecidas as condições de subsidência favoráveis à sedimentação, ocorreu a primeira incursão marinha. A Formação Benjamin Constant, meso-ordoviciana, é o registro desse primeiro evento marinho fanerozoico e está restrito à Sub-bacia de Jandiatuba. Nesta bacia são registrados microfósseis do grupo dos acritarcos com alguma conotação cronoestratigráfica. São identificadas formas típicas do Ordoviciano mais especificamente Arenigiano/Lanvirniano. Encontramos ainda o limite Siluriano–Devoniano definido pela ocorrência de quitinozoários miósporos, acritarcos e algas prasinófitas

A primeira manifestação do arco de Carauari como um divisor bacial ocorreu no Neossiluriano. O mar, também provindo de oeste, ultrapassou a região de Carauari e recobriu o extremo ocidental da Sub-bacia do Juruá. A Formação Jutaí é o registro estratigráfico desse evento.

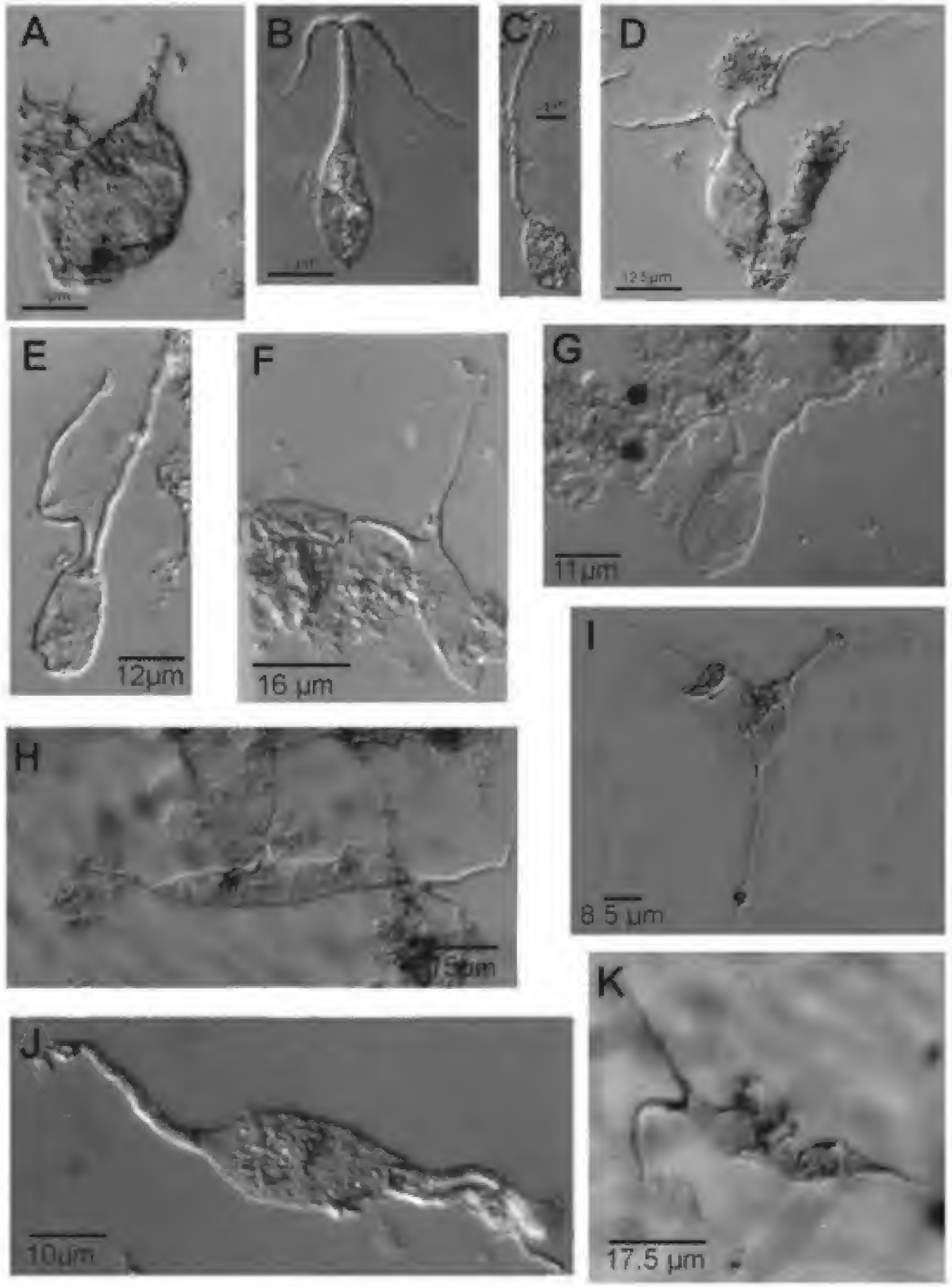


Figura 15.8 Acritarcos do Siluriano da Bacia do Amazonas (Cardoso, 2005): (A) *Deunffia brevispinosa*. (B) *Deunffia furcata*. (C) *Deunffia furcata*. (D) *Domasia amphora*. (E) *Domasia bispinosa*. (E) *Domasia bispinosa*. (F) *Domasia bispinosa*. (G) *Domasia canadensis*. (H) *Domasia limaciforme*. (I) *Domasia rochesterensis*. (J) *Domasia trispinosa*.

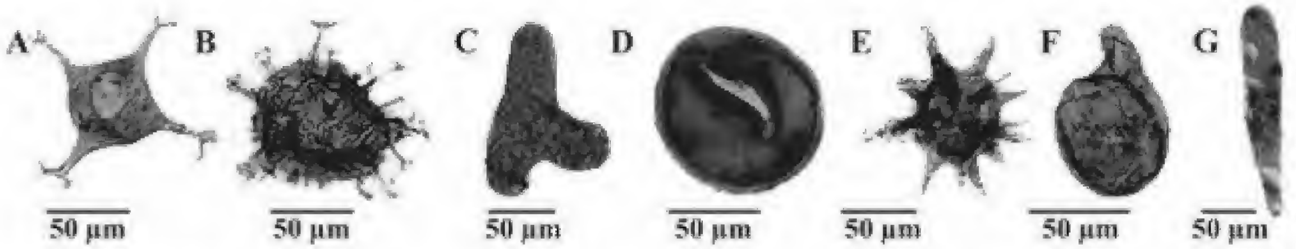


Figura 15.9 Acritarcos do Devoniano Superior da Bacia do Amazonas (Cardoso, 2005): (A) *Pyloferites pentogonalis*. (B) *Umbellasphaeridium anomalum*. (C) *Trilobus expansus*. (D) *Tasmanites bilabiatus*. (E) *Tinacula simplex*. (F) *Navifusa monoafilata*.

Na terceira invasão marinha, iniciada no Devoniano Médio, o arco de Carauari já se apresentava bem evidente. O clima frio é comprovado por evidências de glaciação no final da deposição dessa sequência. O Grupo Marimari, depositado do Mesodevoniano ao Eocarbonífero, é bastante argiloso na área do Jandiatuba e muito rico em espículas de esponjas silicosas na área do Juruá.

O Grupo Tefé é o registro sedimentar da quarta e última invasão marinha ocorrida na bacia, indo do Neocarbonífero ao Eopermiano. Nesse período, o clima tornou-se quente e árido, com depósitos de barras de maré e de dunas eólicas costeiras e, posteriormente, uma espessa sequência evaporítica. Aparentemente, não há registro de sedimentação jurotriássica na Bacia do Solimões. Nesse tempo, atuaram processos erosivos, causados por soerguimentos, resultantes da orogenia tardiherciniana e de intrusões de extensas soleiras de diabásio. O magmatismo , responsável por essas intrusões ocorreu por volta de 220 Ma, no Período Triássico (datação radiométrica Ar/Ar,) coincide com o evento magmático Penatecaua, amplamente identificado na plataforma brasileira e correlacionado com o fenômeno de abertura do oceano Atlântico. Ressaltamos que essas intrusões de diques e soleiras de diabásio, influenciaram fortemente na evolução térmica da matéria orgânica contida na rocha geradora e consequente migração do petróleo para rocha reservatório.

No Neocretáceo, a bacia voltou a se comportar como uma área subsidente e depositou agora sob clima úmido, uma sequência essencialmente arenosa com o nome de Formação Alter-do-Chão nas Bacias do Solimões e do Amazonas. O início do soerguimento da cordilheira dos Andes começou a isolar essa bacia fluvial no Paleógeno e os rios cretáceos, deram lugar a grandes lagos de água doce e rasa, alimentados por um sistema fluvial meandrante de baixa energia.

No Quaternário, ainda como consequência isostática da construção andina, alguns rios tiveram seus gradientes elevados, aumentando a competência para transportar sedimentosocasionando depósitos arenosos na região entre os rios Jutaí e Negro.

A sequência Terciário–Quaternário formou uma cunha sedimentar desde o arco de Purus até as bacias subandinas, com mais de 7 000 m de espessura. Recebe a denominação de Formação Solimões na bacia homônima e na do Amazonas.

O estudo de palinologia, mineralogia e geoquímica de isótopos de uma seção da Formação Solimões resultou na aplicação direta de um arcabouço palinostratigráfico com formalização de biozoneamentos com base em pólens. Pólen (do grego pales = "farinha" ou "pó") é o conjunto dos minúsculos elementos reprodutores masculinos ou microgametófitos, de disseminação das plantas superiores (gimnospermas e angiospermas) encontrados do topo do Devoniano até o Recente. A análise palinológica contribuiu sobremaneira para a compreensão do modelo geológico da Bacia do Solimões (figuras 15.8 e 15.9).

Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe está incluída em um conjunto de pequenas bacias interiores do nordeste brasileiro, localizada predominantemente no extremo sul do Estado do Ceará, e porções de Pernambuco e do Piauí. É a mais extensa e complexa das bacias interiores do nordeste do Brasil depositada sobre riftes de direção NE–SW está dividida em duas sub-bacias e possui três depocentros.

Ponte & Appi (1990) reconheceram várias sequências tectono-sedimentares aqui mencionadas com a terminologia estratigráfica de Assine (2008): sequência paleozoica (siluro–devoniana?) representada pela Formação Cariri; sequência pré-rifte (Neojurássica) englobando as formações Brejo Santo e Missão Velha; sequência rifte (berriasiana a valanginiana) registrada pela a Formação Abaiara; sequência pós-rifte (aptiana a albiana) reunindo as formações Barbalha, Santana, Araripina, Exu, Rio da Batateira, Santana, e Arajara.

Na fase Pré-rifte, depositaram-se as formações Mauriti (Siluriano–Devoniano), composta por conglomerados e arenitos conglomeráticos e leques aluviais; Brejo Santo (Jurássico) compostos por folhelhos, argilitos e siltitos de origem lacustre; e Missão Velha, também jurássica, que consiste de arenitos depositados em rios entrelaçados. A fase Rifte tem como registro a Formação Abaiara, ainda de idade jurássica, composta por depósitos de sistemas flúvio-lacustres sintectônicos. Na fase Pós-rifte foram depositadas as formações aptiano–albianas Rio da Batateira, Santana e Arajara e discordante sobre essas unidades está a Formação Exu.

Os microfósseis nessa bacia são registrados na Formação Missão Velha através de uma significativa associação de esporos e polens. Este conteúdo palinológico permite identificar os andares Dom João e Alagoas. Identifica-se ainda, nas ocorrências micropaleontógicas foraminíferos, ostracodes e significativa associação de acritarcos retrabalhados do Devoniano (figura 15.10).

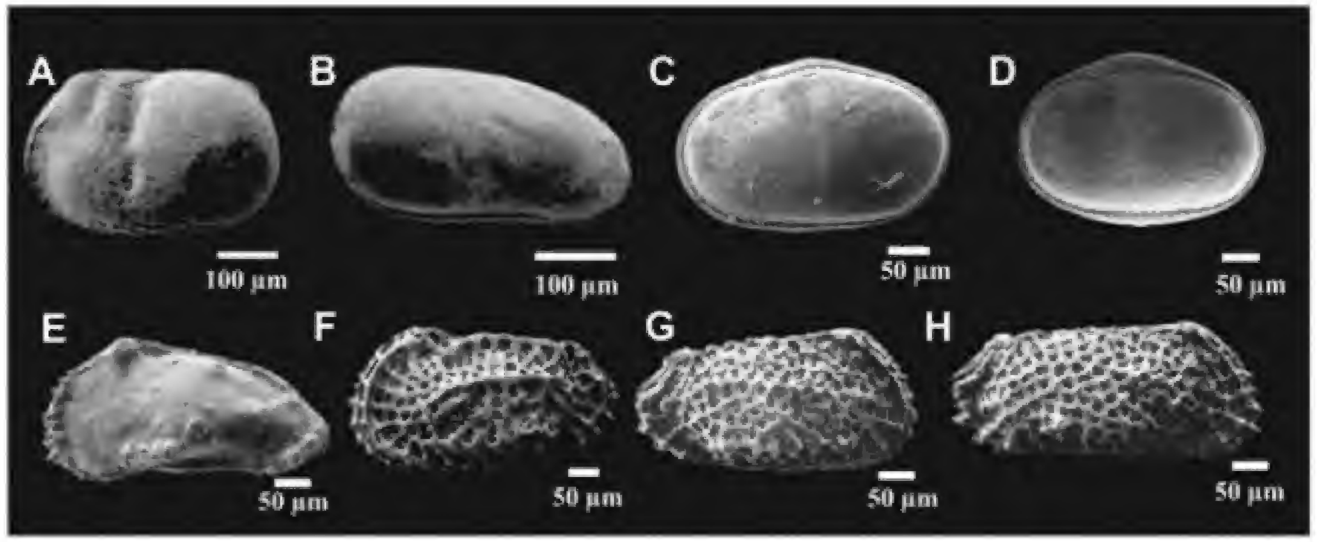


Figura 15.10 Ostracodes da Bacia do Araripe (Carmo *et alii*, 2004): (A) *Theriosynoecum silvai*. (B) *Darwinula martisi;* Bacia Pernambuco (Fauth *et alii*, 2005). (C) *Cytherella piacabucuensis*. (D) *Cytherella ovoidea*. (E) *Schizoptocythera potyensis*. (F) *Paracosta barri*. (G) *Paracosta recifeinsis*. (H) *Bythocypris* sp.

Bacia do Alto Tapajós

Esta bacia está situada a sudoeste da Bacia do Amazonas, com idade paleozoica (pós-proterozoica) é atestada pela presença de icnofósseis (*Paleophycus* sp.) na sua formação basal ocorrências de quitinozoários, acritarcos e esporomorfos devonianos na Formação São Benedito e pela existência de hulha na Formação Borrachudo. Microfósseis devonianos foram confirmados por Teixeira (2001) na Formação São Benedito.

Bacia Parecis Alto Xingu

A Bacia dos Parecis localizada no setor sudoeste do craton Amazonas consiste numa sequência de arenitos, conglomerados, siltitos e argilitos de idade paleozoica. Estes se encontram capeados, na parte sul da bacia, por arenitos cretáceos da Formação Parecis e têm na sua seção inferior de idade paleozoica os acritarcos (*Sysphaeridium* sp.), assim como também, restos de plantas silicificadas (*Psaronius*).

Bacia de Tacutu

O rifte intracontinental do Tacutu está situado, geograficamente, numa região de fronteira entre o nordeste do Estado de Roraima e da Guiana.

A Formação Tacutu na sua porção média consiste basicamente de siltitos calcíferos, argilosos, com laminação planoparalela, arenitos, carbonatos e folhelhos. A ocorrência de palinomorfos permitiu datá-la como Eocretáceo.

Bacias Mesocenozoicas

A origem e evolução das bacias marginais brasileiras têm sido interpretadas à luz do modelo de deriva continental. Os processos de ruptura do Pangea no Brasil estão bem estudados e descritos e a micropaleontologia tem sido uma das principais ferramentas utilizadas para organizar o arcabouço biocronoestratigráfico dessas bacias cujo conhecimento geológico entre elas não se apresenta uniforme. As similaridades ao longo das margens opostas do Brasil e da África aliada ao seu conteúdo paleontológico, litológico e estrutural corroboram o modelo da deriva continental. A evolução tectono-estratigráfica das bacias sedimentares mesozoicas da margem continental brasileira é consequência dessa ruptura e do desenvolvimento do oceano Atlântico Sul. O sistema de rifts associado à separação entre as placas sulamericana e africana iniciou-se nos extremos norte e sul da América do Sul e, notadamente na margem sul é acompanhado pela extrusão de lavas basálticas na Bacia do Paraná e na região adjacente da margem continental, entre as Bacias de Pelotas e Espírito Santo.

O rifteamento da margem é diácrono, com idades variando entre o Jurássico e o Neocominano nas extremidades meridional e sententrional da América do Sul. E atingindo idades bem mais novas (Aptiano–Albiano) na extremidade leste da margem equatorial entre Pernambuco-Paraíba e Sergipe-Alagoas. Após a formação dos riftes continentais, com sedimentos lacustrinos e fluviais ocorreu a ingressão marinha, que resultou na deposição de espessa sequência de evaporitos (folhelhos, carbonatos, anidrita, halita). A Megassequência Marinha é caracterizada por uma fase inicial de deposição de carbonatos em condições ambientais rasas e oxigenadas, que subsequentemente é afogada pela subida do nível do mar.

A micropaleontologia do Cretáceo baseada principalmente em palinomorfos terrestres (sobretudo esporos e grãos de pólen) aparece com destaque nas bacias marginais brasileiras pela datação de nossas rochas não marinhas geradoras de hidrocarbonetos, depositadas entre 140 e 115 milhões de anos atrás em ambiente lacustre. É também aplicada na subdivisão estratigráfica dos pacotes rochosos das formações Macaé e Campos da Bacia de Campos e Pendência da Bacia Potiguar, onde se encontram importantes jazidas de hidrocarbonetos. O Cretáceo marinho aflorante é raro em terras brasileiras, podendo suas ocorrências ser enumeradas rapidamente de norte a sul: formações Codó e Itapecuru nas bacias de São Luís e do Parnaíba; Grupo Apodi, na Bacia Potiguar; Formação Santana, na Bacia do Araripe; Formação Gramame, na Bacia de Pernambuco-Paraíba; formações Muribeca, Riachuelo, Cotinguiba e Calumbi, na Bacia de Sergipe; Formação Algodões, na Bacia de Camamu e Formação Urucutuca, na Bacia de Almada.

A Palinoestratigrafia marinha do Cretáceo tem como subsídio praticamente os dinocistos (cistos de dinoflagelados). Isto porque, no Mesozoico, os palinomorfos marinhos que prosperaram no Paleozoico se tornaram decadentes e numericamente insignificantes – como no caso dos acritarcos – ou, senão, totalmente extintos – como nos casos de quitinozoários e graptólitos. Já os dinoflagelados, surgidos no final do Triássico, tiveram seu auge no Cretáceo e são atualmente muito utilizados. O nome (Dinoflagellata) deriva da palavra grega dinos (rotação em espiral) e do latin flagellum (flagelo), são um grande grupo de protistas flagelados. A maior parte das espécies pertencem ao plâncton marinho, mas são também comuns em água doce. Quando se fala em Palinoestratigrafia marinha no Cretáceo, resume-se praticamente em Bioestratigrafia com base em dinocistos (cistos de dinoflagelados). tem importância estratigráfica, por ser fóssil-guia da unidade bioestratigráfica conhecida como "Intervalo Alfa", situada no Albiano inferior a médio. Já os dinoflagelados, surgidos no final do Triássico, tiveram seu auge no Cretáceo (Arai & Lana, 1996).

Os nanofósseis calcários dispõem atualmente de arcabouços bioestratigráficos bem detalhados permitindo biozoneamentos refinados com base em eventos globais associados ao zoneamento para nossa margem continental. Dentre as bacias sedimentares estudadas através do conteúdo nanofossilífero destacam-se as bacias de Potiguar, Ceará, Sergipe-Alagoas, Bahia-Sul, Espírito Santo, Santos e principalmente Campos. Esta última, de grande importância para o petróleo gerou subsídios essenciais para o entendimento da história sedimentar da nos depósitos turbidíticos de campos gigantes como os de Marlim e Albacora (Dias-Brito, 1989).

Bacia do Pará-Maranhão

A Bacia Pará-Maranhão, localizada na margem equatorial brasileira, possui uma área sedimentar total de aproximadamente 100 000 km^2 dos quais 48 000 km^2 são submersos. Seu preenchimento sedimentar compõe-se pelos: Grupo Canárias que se caracteriza por um arenito cinza-claro, fino a grosso, síltico cinza a castanho-avermelhado e folhelho cinza-médio a esverdeado relacionado a deposição a leques deltaicos em ambiente marinho; Grupo Caju que é formado por arenitos quatzoso médio a grosso com a presença de folhelhos escuros e localmente calcarenitos bioclasticos e oncolíticos depositados em ambiente nerítico de alta e baixa energia. Regali *et alii* (1985), com base em palinologia e foraminíferos planctônicos, colocam este grupo como de idade neoalbiana; O Grupo Humberto de Campos é representado na Bacia Pará-Maranhão por sedimentos de idade Cenomaniano até o recente e constitui-se nas porções proximais de arenitos quartzosos. Sua distribuição estratigráfica ocorre praticamente em todo o Grupo Humberto de Campos, ou seja, do Cenomaniano ao Recente. No ambiente de talude ocorrem margas, folhelhos e lamitos e concomitantemente turbiditos, estando relacionados a uma sequência de margem passiva. Tem sua distribuição estratigráfica do Maastrictiano ao recente.

A Formação Travosas segundo Figueiredo *et alii* (1982 *apud* Brandão & Feijó, 1994), representa um sistema costeiro-plataforma-talude da bacia, composto por deposições de folhelhos cinzentos e siltitos. Estes sedimentos possuem eventuais intercalações de arenitos quartzosos finos. Sua distribuição estratigráfica abrange desde o Cenomaniano Superior até o Mioceno Médio.

Nas unidades bioestratigráficas destas sequencias sedimentares foram aplicadas análises integradas de radiolários foraminíferos, nanofósseis, palinomorfos e ostracodes. Radiolários e foraminíferos podem e devem ser usados como importantes marcadores de eventos de ressurgência, níveis de máxima elevação do nível no mar. Os estudos científicos dos foraminíferos e radiolários fósseis permitem ainda determinar a idade relativa dos sedimentos que os contêm e estimar a profundidade, temperatura e salinidade das águas dos mares em que viveram. Foraminíferos são essencialmente marinhos e podem ser classificados de acordo com seu hábito em planctônicos ou bentônicos. Os bentônicos são aqueles que vivem juntos ao substrato, na interface água-sedimento, ou ligeiramente enterrados nas camadas mais superficiais do substrato, surgiram no Cambriano (545 Ma) e habitam os mais variados ambientes, podendo ser livres ou sésseis. Os planctônicos surgiram no Jurássico (205,1 Ma) e vivem flutuando passivamente na massa d'água, executando subidas e descidas diurnas na zona fótica dos oceanos, dispersos, principalmente, pela ação de correntes. Existe um único grupo de água doce, Ordem *Allogromiida*.

Os foraminíferos aparecem no registro geológico desde o Cambriano e vem evoluindo e se diversificando até o Recente. Em síntese, foraminíferos aglutinantes e microgranulares regem a bioestratigrafia do Paleozoico. No Mesozoico inicial o domínio passa a ser dos foraminíferos bentônicos e, na parte final desta Era, surgem as formas planctônicas que predominam. O início do Cenozoico é marcado por um evento de extinção significativo, seguido de um *boom* populacional. É o grupo-chave para o conhecimento das alterações oceanográficas e climáticas registradas no nosso planeta.

Bacia de Grajaú

A bacia de São Luís-Grajaú localiza-se, em sua grande parte, no Estado do Maranhão, estando imediatamente a norte da bacia paleozoica do Parnaíba, com a qual se limita pelo lineamento estrutural Xambioá. Ela se estabeleceu sobre rochas gnáissicas, graníticas e metassedimentares do Cinturão de Dobramento Gurupi e Tocantins-Araguaia e craton de São Luís, bem como rochas sedimentares da Formação Bequimão e demais formações da Bacia do Parnaíba. A grande maioria do preenchimento sedimentar do *rift* intracontinental correspondente à Bacia de São Luís-Grajaú inclui depósitos cretáceos formados a partir do Neoaptiano. Em afloramentos, depósitos representativos do estágio pré-*rift* desta bacia são bem documentados nas regiões de Codó e Grajaú, nas bordas leste e sul da bacia, respectivamente, onde são representados pela sucessão sedimentar designada de Codó-Grajaú. O registro paleontológico da bacia de São Luís-Grajaú é bastante variado, sendo que os fósseis ocorrem dispersos nos afloramentos ou concentrados em horizontes estratigráficos formando camadas extremamente fossilíferas. Em particular, destacam-se as ocorrências de palinomorfos e concentrações de ostracodes. Os ostracodes constituem um grupo de pequenos crustáceos que embora tenham surgido no mar (Cambriano),o registro fóssil nos indica que a partir do Carbonífero estes crustáceos passaram a colonizar também hábitats não marinhos. Atualmente, são encontrados em praticamente todos as tipos de ambientes aquáticos, desde a plataforma continental até as planícies abissais, nos reservatórios de bromélias e até em águas subterrânea.

Um exemplo da aplicação na bioestratigrafia é encontrado no zoneamento utilizado para o estudo das bacias mesozoicas brasileiras, destacando-se a Bacia do Recôncavo/Tucano que serve de base para as demais bacias cretáceas não marinhas do Brasil. No estudo palinológico de pelitos da fazenda Muzinho foi assinalada uma assembleia de diversos espors e polens com dominância de grãos de pólens rimulados formas monocolpadas e de formas inaperturadas e dissacadas. As espécies estratigraficamente importantes são *Dicheiropollis etruscus*, *Exesipollenites tumulus* e *Vitreisporites pallidus* atribuindo a idade Buracica.

Estudos palinológicos ao longo do Rio Itapecuru confirmaram a ocorrência de depósitos comesoalbianos em exposições na borda leste da Bacia do Grajaú determinada com base na palinozona *Complicatisaccus cearensis* (P-280).

Uma diversidade de fósseis também foi registrada para a Formação Pirabas que aflora na Plataforma Bragantina, localizada a noroeste do Estado do Maranhão, em área adjacente à Bacia de São Luís-Grajaú. Este registro inclui várias espécies de invertebrados e foraminíferos.

Bacia Potiguar

A Bacia Potiguar situa-se na região nordeste brasileira Natal (RN) e Fortaleza (CE) abrange em suas porções emersa 22 500 km^2 e submersa 26 500 km^2. Foi formada a partir do fraturamento do super-Continente Gondwana, que resultou num Rifte neocomiano (130-145 Ma) de direção NE-SW, preenchido por sedimentos cretáceos e terciários.

O conteúdo micropaleontológico, em especial os foraminíferos permitiu estabelecer uma razoável bioestratigrafia para o Cretáceo e Terciário de seus sedimentos.

Na sequência carbonática têm sido registrado em especial nas sessões Cenomanians-Turonianas palinoforaminíferos os quais são excelentes indicadores paleoambientais.

Bacia Pernambuco-Paraíba

A Bacia Pernambuco-Paraíba está localizada na faixa costeira, entre o lineamento Pernambuco, próximo à cidade de Recife, e o Alto de Mamanguape, ao norte da cidade de João Pessoa, cobrindo uma área de aproximadamente 130 km^2. A evolução estratigráfica envolve um ciclo de subsidência mais intenso (Turoniano?–Santoniano), uma fase transgressiva rápida (Neo-Campaniano?), um domínio de mar alto (Maastrichtiano), uma fase regressiva com exposição de plataforma e erosão (Daniano) e a instalação de um trato de mar baixo com a formação de sistemas recifais rasos (Daniano–Eoceno?).

Os microfósseis da Bacia Pernambuco–Paraiba são abundantes, em sua maioria com grande importância bioestratigráfica. Destacamos da Formação Gramame, os foraminíferos (figuras 15.12 e 15.13) nanofósseis, palinomorfos (figura 15.11) e ostracodes (figura 15.10). Os palinomorfos mais representativos são: *Grassosphaera*, *Cyclopsiella*, *Micrhystridium*, *Nummus*, *Pterospermella*, *Tarsisphaeridium*, *Tasmanites*, *Veryhachium* e *Wuroia*. Estes têm importância estratigráfica, por contribuírem sobremaneira para a estratigrafia local.

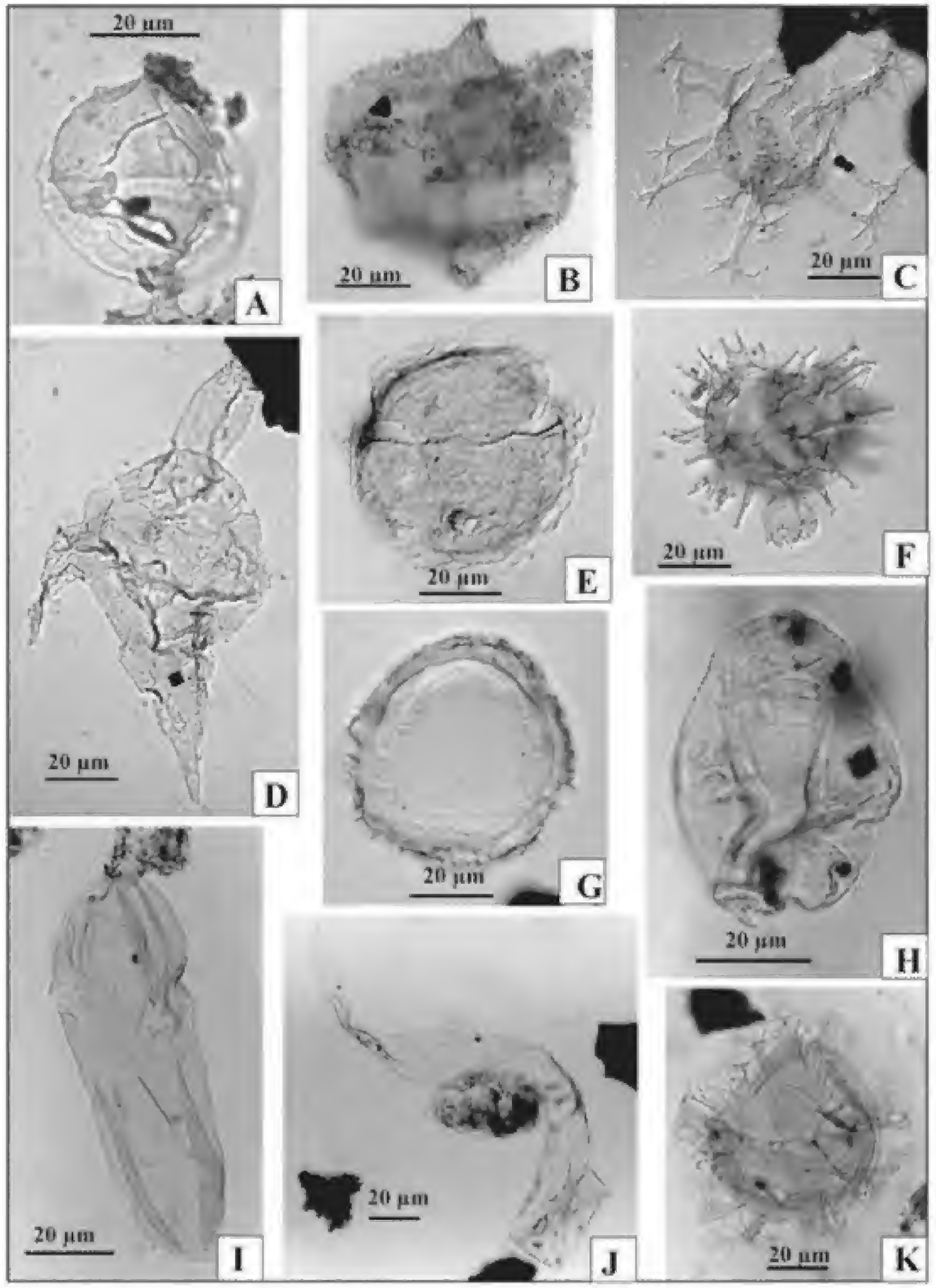

20 µm
A
20 µm
B
20 µm
C
20 µm
D
20 µm
E
20 µm
F
20 µm
G
20 µm
H
20 µm
I
20 µm
J
20 µm
K

Figura 15.11 Dinoflagelados do Cretáceo (Arai & Lana 2004) – (A) *Subtilisphaera almadaensis* (Bacia de Almada). (B) *Pseudoceratium anaphrissum* (Bacia do Ceará). (C) *Oligosphaeridium itajaiense* (Bacia de Santos). (D) *Odontochitina ancala* (Bacia de Jequitinhonha). (E) *Ovoidinium diversum* (Bacia de Campos). (F) *Florentinia radiculata* (Bacia de Jequitinhonha). (G) *Trichodinium castanea* (Bacia Potiguar). (H) *Isabelidinium* aff. *Cooksoniae* (Bacia do Ceará). (I) *Amphigymnium mitratum* (Bacia do Ceará). (J) *Yolkinigymnium lanceolatum* (Bacia de Santos). (K) *Nematosphaeropsis "grandis"* (Bacia do Ceará).

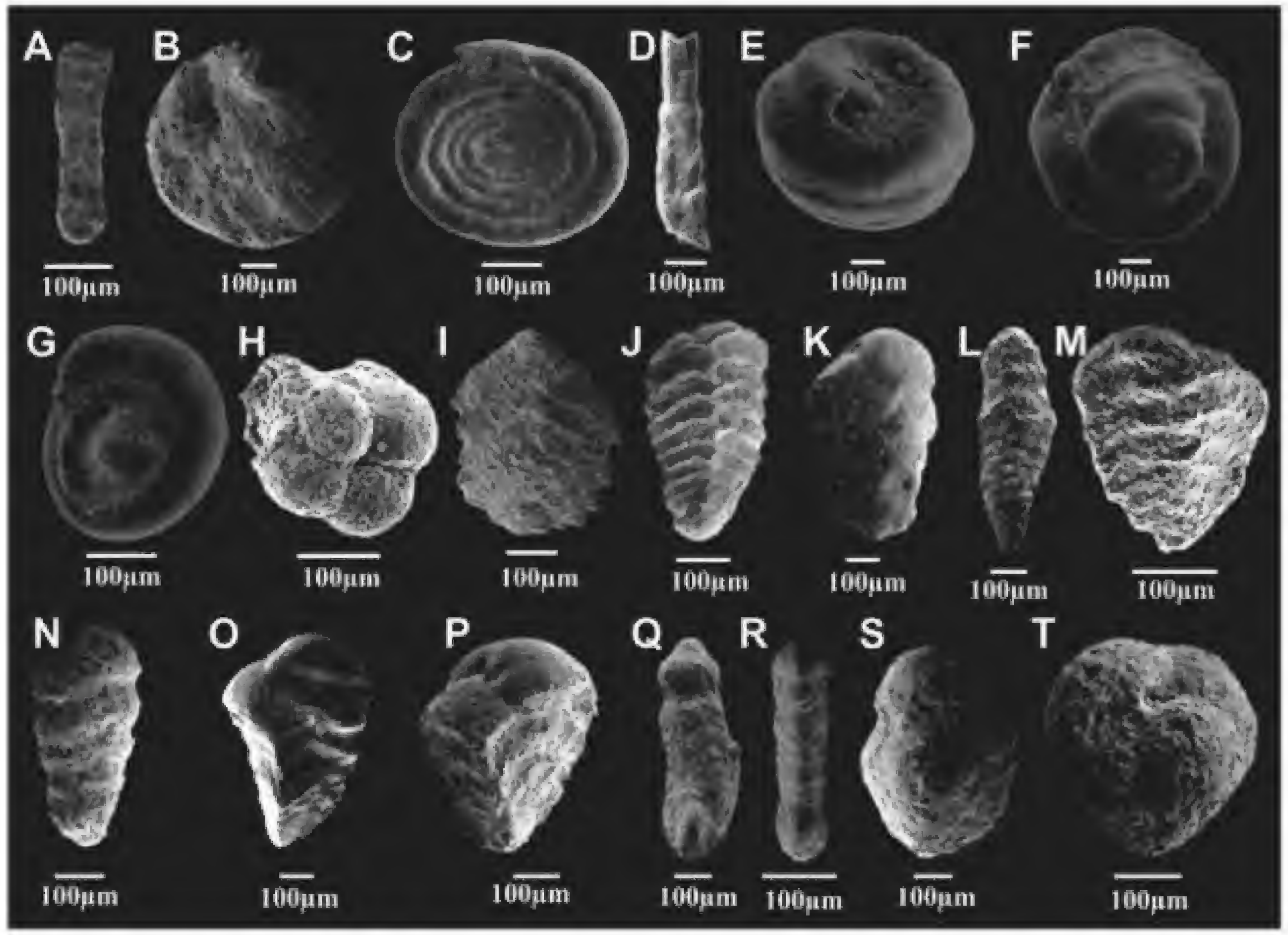

A
B
C
D
E
F
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
G
H
I
J
K
L
M
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
N
O
P
Q
R
S
T
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm
100µm

Figura 15.12 Foraminíferos do Cretáceo do oeste do Atlântico (Sliter, 1977): (A) *Hyperammina elongata*. (B) *Saccammina complanata*. (C) *Ammodiscus cretaceus*. (D) *Glomospira corona*. (E) *Glomospira corona*. (F) *Glomospira corona*. (G) *Paratrochamminoides intricatus*. (H) *Spiroplectammina dentata*. (I) *Spiroplectammina nuda*. (J) *Spiroplectammina sigmoidina*. (K) *Textularia losangica*. (L) *Gaudryina austinana*. (M) *Textularia losangica*. (N) *Gaudryina cushmani*. (O) *Gaudryina laevigata*. (P) *Gaudryina pyramidata*. (Q) *Pseudospiroplectinata compressiuscula*. (R) *Tritaxia áspera*. (S) *Tritaxia áspera*. (T) *Tritaxia aspera*.

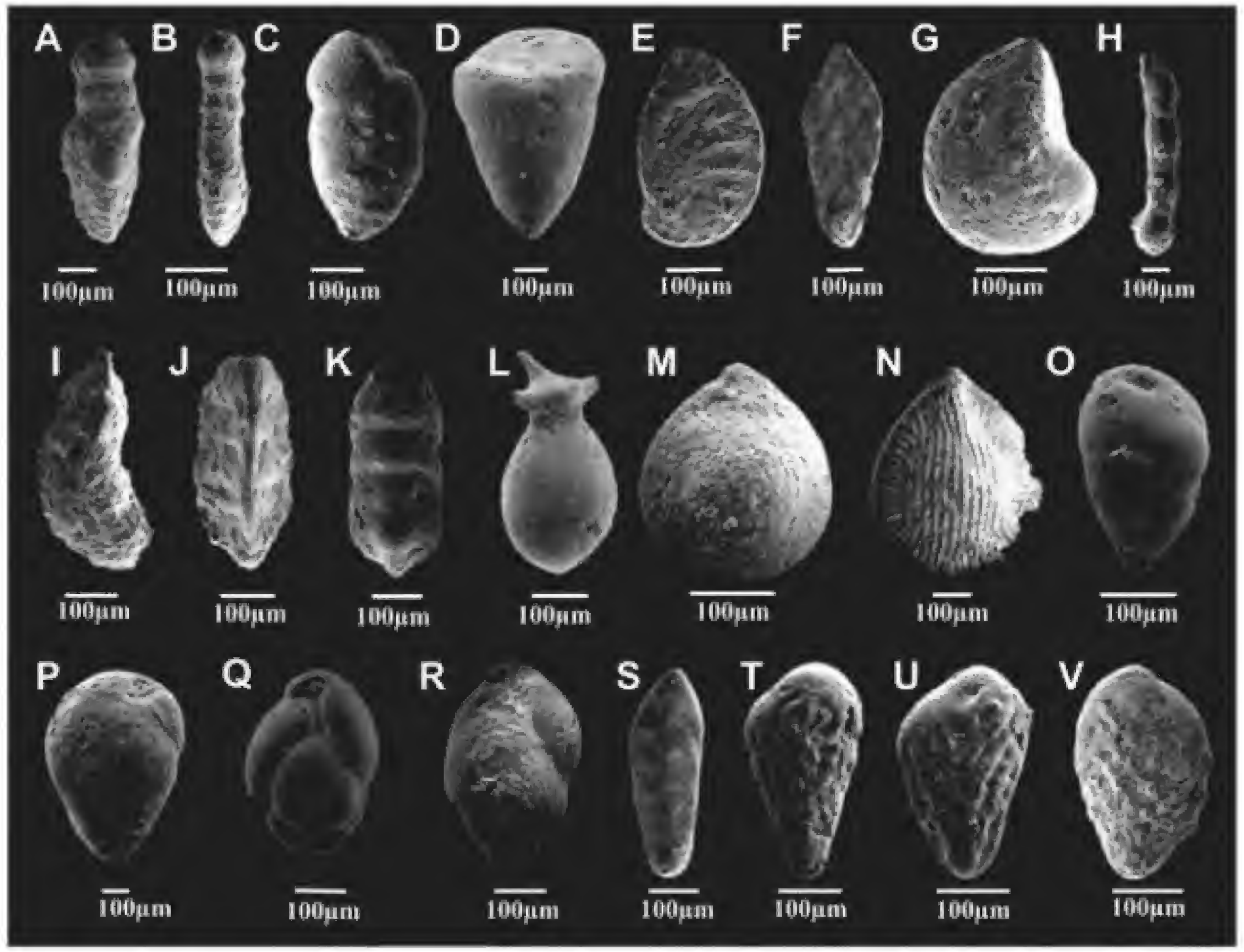


Figura 15.13 Foraminíferos do Cretáceo do oeste do Atlântico (Sliter, 1977): (A) *Tritaxia gaultina*. (B) *Tritaxia gaultina*. (C) *Dorothia bulletta*. (D) *Dorothia oxycona*. (E) *Astacolus bradyiana*. (F) *Frondicularia* cf. *F. ungeri*. (G) *Lenticulina gaultina*. (H) *Marginulina juncea*. (I) *Saracenaria bononiensis*. (J) *Tribrachia excavata*. (K) *Lingulina pygmaea*. (L) *Globulina lacrima*. (M) *Globulina subsphaerica*. (N) *Fissurina* sp.. (O) *Praebulimina cushmani*. (P) *Praebulimina reussi*. (Q) *Bolivina incrassata*. (R) *Bolivinoides australis*. (S) *Bolivinoides sidestrandensis*. (T) *Bolivinoides strigillatus*. (U) *Stilostomella pseudoscripta*. (V) *Reussella pseudospinulosa*.

Bacia de Sergipe-Alagoas

É resultante do mesmo processo tectônico das bacias marginais e é constituído por uma sequência de carbonatos das formações Riachuelo e Cotinguiba. Entre os principais constituintes bioclásticos presentes nas rochas carbonáticas destacam-se foraminíferos bentônicos e planctônicos (figuras 15.12 e 15.13), algas calcárias, briozoários, corais, entre outros.

Regali & Santos (1999), definiram nesta bacia um biozoneamento palinológico que pode ser reconhecido em outras bacias mesocenozoicas brasileiras. Através dos gêneros de palinomorfos identificados nessa bacia foram estabelecidas ecofases que revelaram variações paleoclimáticas para a área.

Nas seções aptianas–albianas da Bacia de Sergipe, os palinoforaminíferos são entre os palinomorfos marinhos, os mais abundantes e têm sido recuperados de rochas do Permiano ao Recente. Não têm sido comumente utilizados para estabelecimento de arcabouços bioestratigráficos, mas são ótimos indicadores paleoambientais uma vez que em seções marinhas cretáceas e cenozoicas das bacias sedimentares brasileiras são relativamente comuns.

Quanto aos foraminíferos nos depósitos do Paleoceno superior da Formação Calumbi, foram

registrados os morfotipos unisseriais, bisseriais, espiralados e combinados, sendo baixas suas frequências (cerca de 1%) nas associações palinológicas em ambiente nerítico profundo/batial superior (figura 15.11).

Bacia de Camamu

A evolução tectono-sedimentar da Bacia de Camamu pode ser descrita como a sucessão dos seguintes estágios:

1) pré-*rift*, que agrupa os sedimentos flúvio-lacustres de idade Jurássica/Eocretácea das formações Aliança, Sergi e Itaípe;
2) *rift*, representado pelas depósitos lacustres Eocretáceos das formações Morro do Barro e Rio de Contas;
3) *drift*, que compreende os sedimentos transicionais aptianos da Formação Taipus-Mirim, e os estratos marinhos de idade Cretácea a Terciária, das formações Algodões, Urucutuca, Rio Doce e Caravelas;

A ausência de fósseis marinhos associada à presença de ostracodes não marinhos e ao contexto geológico regional indica que as formações Morro do Barro e Rio de Contas depositaram-se numa bacia lacustre formada durante a fase de extensão crustal. Unidades locais foram baseadas na sequência bioestratigráfica de ostracodes não marinhos. A correlação destes andares locais com a escala internacional ainda seja motivo de controvérsias, trata-se, no entanto, de uma proposta por Arai *et alii* (1989). De acordo com a análise bioestratigráfica realizada por Picarelli & Grillo (1996) a seção correspondente às formações Morro do Barro e Rio de Contas e inclui depósitos de idade Rio da Serra, Aratu, Buracica, e possivelmente, Jiquiá e Alagoas (figuras 15.12 e 15.13).

Bacia do Recôncavo-Tucano-Jatobá

Estas bacias estão situadas na região leste do Brasil principalmente nos estados Bahia, Sergipe e Pernambuco, e são formadas por sistema de grábens de direção N–S (Recôncavo–Tucano), que muda abruptamente de direção para E–W, constituindo a Bacia de Jatobá. O sistema compreende essas três bacias, separadas por altos/arcos do embasamento: a Bacia do Recôncavo é limitada a norte pelo Alto de Aporá e seguida pela de Tucano, que é separada da de Jatobá pelo Alto do São Francisco. O seu preenchimento sedimentar, que atinge a espessura de 7 000 m no depocentro da bacia, compreende uma fase sinéclise paleozoica (Formação Afligidos; Supersequência Carbonífero–Permiana), seguida por uma fase Pré-rifte. Nesta fase, que representa o estiramento inicial da crosta, depositaram-se sedimentos continentais das formações Aliança, Sergi, Itaparica e Água Grande (flúvio-lacustres e eólicas; Magnavita et *alii*, 1998) da Supersequência Jurássico. Na fase Rifte, a Bacia do Recôncavo foi preenchida por dois sistemas progradacionais principais o primeiro, longitudinal a oblíquo, flúvio-deltaico passando a lacustre, representado pelas formações Candeias, Maracangalha, pelo Grupo Ilhas e pela Formação São Sebastião; o segundo sistema consiste de fan-deltas derivados da borda falhada, com conglomerados proximais (Formação Salvador) e turbiditos mediais a distais. Na fase Pós-rifte, houve deposição da Formação Marizal, com espessura de 50 m (Magnavita *et alii*, 1998)

A Bacia de Tucano é a continuação da Bacia do Recôncavo para norte, além do Alto de Aporá. Está dividida nas sub-bacias Tucano Sul, Central e Norte, por zonas de transferência.

O embasamento das bacias de Tucano Central e Norte mergulha para SE e o preenchimento sedimentar da Bacia de Tucano Central atinge mais de 12 000 m de espessura. A Bacia de Jatobá, no estado de Pernambuco, foi controlada pela falha de Ibimirim, que faz parte do mesmo sistema. A sedimentação nas sub-bacias de Tucano Sul e Central assemelha-se à da Bacia do Recôncavo; já o das bacias de Tucano Norte e Jatobá é distinta dessas. Os levantamentos bioestratigráficos feitos nessas áreas foram com base em ostracodes não marinhos.

Bacia do Espírito Santo

A Bacia do Espírito Santo está situada entre os paralelos 18°20'e 21°00'S, delimitada geologicamente pelo Alto de Vitória ao sul, pelo embasamento cristalino a oeste e pelo complexo vulcânico de Abrolhos a leste. Ao norte, o limite com a Bacia de Mucuri é apenas geográfico, e corresponde ao prolongamento costa afora da divisa entre os estados do Espírito Santo e Bahia. Por ser uma área com evidências de tectonismo recente, se comparado com as demais regiões da costa brasileira, a região apresenta áreas de instabilidade tectônica. O talude da Bacia do Espírito Santo apresenta foraminíferos bentônicos e planctônicos. Já a fauna bentônica mostrou uma predominância de táxons infaunais como ***Angulogerina*** spp, ***Brizalina*** spp, ***Bulimina*** spp e ***Uvigerina*** spp (figuras 15.12 e 15.13), os quais são associados a um ambiente com baixo teor de oxigênio e alto aporte de matéria orgânica. Análises palinológicas foram realizadas ao longo da planície deltaica do rio Doce, costa do estado do Espírito Santo, em depósitos do final do Pleistoceno e Holoceno, que mostraram a presença dominante de esporos de pteridófitas, acompanhados por representantes de algas clorófitas de água doce e, em menor expressão, amebas testáceas e palinoforaminíferos. As relações entre as formas presentes e seu contexto ecológico e ambiental moderno, quando possível, foram estabelecidas visando sua aplicação em ambientes análogos e deposições pretéritas.

Bacia de Campos

A Bacia de Campos está situada na costa norte do estado do Rio de Janeiro com uma área aproximada de 100 000 km² até a lâmina d'água de 3.000 m. É separada da Bacia do Espirito Santo pelo Alto de Vitória, a norte, e da Bacia de Santos pelo Alto de Cabo Frio, a sul.

A origem e a evolução tectono-estratigráfica da bacia de Campos assemelham-se às das demais bacias brasileiras da margem leste, cuja origem está relacionada com o rompimento do supercontinente Gondwana. Rochas pré-cambrianas constituem o assoalho de todo o preenchimento sedimentar da bacia onde discordantemente com a Formação Cabiúnas se depositam as rochas barremianas e aptianas da Formação Lagoa Feia, que incluem conglomerados polimíticos, arenitos, folhelhos ricos em matéria orgânica, siltitos e coquinas, definindo uma sequência completa de sedimentação lacustre. As coquinas formam camadas com espessuras entre 15 m e 50 m, nomeadas de Membro Coqueiros. O Membro Retiro designa uma suíte evaporítica, apresentando intercalações rítmicas de anidrita e halita. Dos evaporitos desse Membro se originam grandes domos salinos, que perfuram boa parte das rochas sedimentares sobrejacentes. Durante o intervalo Albiano–Cenomaniano, predominam as condições marinhas, quando foram depositadas concordantemente com a Formação Lagoa Feia as rochas da Formação Macaé. O Membro Quissamã, informalmente chamado de Macaé inferior ou Macaé Água Rasa, consiste de calcarenitos e calcirruditos oolíticos, por vezes dolomitizados. A sucessão vertical inclui camadas de calcilutito, marga e folhelho, um pacote conhecido como Membro Outeiro. Corpos de areias turbidíticas que ocorrem isoladamente são chamados de Arenito Namorado. Na parte proximal da bacia, a Formação Macaé consiste em conglomerados e arenitos mal selecionados que caracterizam o Membro Goitacás. O Grupo Campos representa o preenchimento Pós-Cenomaniano na bacia e é caracterizado pela seção clástico-carbonática sobreposta aos carbonatos Macaé. Consiste em três unidades principais interdigitadas lateralmente. A unidade proximal, Formação Emboré, é caracterizada por arenitos e carbonatos impuros sobrepostos e lateralmente interdigitados com a Formação Ubatuba. Como resultado da atuação de correntes de turbidez em ambiente de talude e bacia, foram depositados os arenitos finos a conglomeráticos da Formação Carapebus. Depositada em ambiente francamente marinho, a Formação Ubatuba é composta por milhares de metros de folhelhos e margas, com corpos de areias turbidíticas intercalados, coletivamente conhecidos como Membro Carapebus.

A instalação de ambiente marinho franco ocorreu há aproximadamente 112 milhões de anos (Albiano Inferior) e se estende até hoje. Ela se iniciou com a deposição de carbonatos de água rasa seguida por siliciclásticos predominantes de água profunda. Uma aplicação preliminar dos palinoforaminíferos na bioestratigrafia foi realizada para o Albiano superior, onde alguns dos morfotipos encontrados foram atribuídos às espécies ***Ticinella*** cf. ***primula*** e ***Heterohelix moremani*** entre outros grupos de microfósseis como foraminíferos (figuras 15.12 e 15.13) e palinomorfos (figura 15.11).

Para definição do limite Holoceno/Pleistoceno, foram utilizados biozoneamentos de foraminíferos e picos de abundancia das espécies. Ecozonas estabelecidas com foraminíferos bentônicos foram definidas para sedimentos quaternários na bacia. A primeira unidade litoestratigráfica a ser reconhecida como portadora de reservatório de petróleo foi a Formação Macaé, depositada em plataforma carbonática. Seu ambiente de mar restrito e raso, oferecendo condições desfavoráveis para a proliferação de foraminíferos e

organismos produtores de nanofósseis calcários, ofereceu pouca resolução bioestratigráfica. Além disso, devido a menor aporte terrígeno típico de plataforma carbonática, a formação é pobre também em palinomorfos terrestres, o que obrigou os especialistas a darem mais atenção a palinomorfos marinhos, principalmente dinoflagelados. Atualmente os dinoflagelados constituem ferramenta indispensável na exploração de petróleo no Brasil, sobretudo na seção marinha do Cretáceo (figura 15.11).

De acordo com Vicalvi (1999), as subdivisões do Pleistoceno são baseadas em episódios adicionais de aparecimentos e desaparecimentos de determinadas espécies de foraminíferos planctônicos, representam simplesmente eventos migracionais não evolucionários ou a resposta a mudanças climáticas, comumente de significado regional.

Bacia de Santos

A Bacia de Santos ocupa uma área de 275 000 km² e está localizada na margem continental sudeste-sul brasileira, entre os paralelos 23° e 28° Sul. Seu limite norte com a Bacia de Campos é marcado pelo alto de Cabo Frio, enquanto o Alto de Florianópolis marca o limite sul com a Bacia de Pelotas. O limite oeste é dado pelas serras do Mar e da Mantiqueira e pelo maciço da Carioca e a leste, está em continuidade estrutural e estratigráfica com o platô de São Paulo. Seu limite batimétrico atualmente tem cerca de 2 000 m de lâmina d'água. A megassequência transicional caracteriza-se pela deposição de siliciclásticos e evaporitos aptianos, depositados acima da discordância ***break-up***, em ambiente marinho restrito, registrando-se carbonatos, anidrita e halita na Formação Ariri. A megassequência pós-*rift* e/ ou marinha, está associada a subsidência térmica durante a deriva dos continentes. Esta fase inicia-se por depósitos siliciclásticos (Formação Florianópolis) e carbonáticos (Formação Guarujá) de idade eo/mesoalbiana, que posteriormente foram recobertas por sistemas transgressivos clástico/carbonáticos (Formação Itanhaém) do Neo-Albiano ao Eo/Cenomaniano. O subsequente aprofundamento da bacia resultou na implantação de um ambiente marinho transgressivo até o Meso/Turoniano (Formação Itajaí–Açu), seguido por fortes eventos regressivos a partir do Maastrichtiano (formações Santos e Jureia), resultando num sensível avanço da linha de costa na direção do mar. O Terciário da Bacia de Santos é representado pelo sistema Iguape/Marambaia, com dominância de plataformas carbonáticas na porção central. A estratigrafia desta bacia está fortemente relacionada à movimentação de camadas de rochas evaporíticas, que formaram o arcabouço onde se depositaram espessos pacotes de rochas geradoras de hidrocarboneto, rochas reservatório carbonáticas e siliciclásticas e rochas selantes às acumulações de óleo e gás, além de permitirem a formação de estruturas que permitiram o aprisionamento dos hidrocarbonetos gerados.

Diversas pesquisas relacionadas a bioestratigrafia, a paleoecologia e a paleoceanografia foram utilizadas nas bacias marginais brasileiras. A bioestratigrafia de alta resolução para o Pleistoceno/Holoceno da Bacia de Santos baseou-se principalmente nos trabalhos de Ericson & Wollin (1968) e Vicalvi (1997, 1999), levando em conta dados regionais de aparecimentos, desaparecimentos e reaparecimentos, assim como a abundância relativa de táxons de foraminíferos planctônicos altamente sensíveis a oscilações climática.

Bacia de Pelotas

A Bacia de Pelotas ocupa cerca de 200 000 km² na região costeira e marítima do Estado do Rio Grande do Sul, dos quais 40 000 km² na área emersa. Em sua porção em terra, a Bacia de Pelotas inclui um pacote de rochas sedimentares siliciclásticas de idade terciária com até 1 800 m de espessura. O pacote sedimentar que preenche a Bacia de Pelotas assenta diretamente sobre o embasamento cristalino ou sobre sequências paleozoicas equivalentes às da Bacia do Paraná.

É preenchida por depósitos sedimentares com idades que variam do Neocomiano ao Holoceno, sendo que na sua porção emersa, os depósitos mais antigos datam do Eomioceno (Gomide 1989). De modo geral, predominam os depósitos clásticos e, subordinadamente, ocorrem rochas vulcânicas e calcarenitos. Os trabalhos de cunho bioestratigráfico realizados na bacia abordam a análise de associações de foraminíferos planctônicos, foraminíferos bentônicos, ostracodes, nanofósseis calcários e palinomorfos.

O termo 'nanofósseis calcários' inclui organismos de dimensões diminutas (menores que 63 µ pertencentes a diferentes grupos biológicos, principalmente cocolitoforídeos (protistas planctônicos). No registro fóssil,são mais abundantes os cocólitos pequenas placas do envoltório externo dos cocolitoforídeos. Os nanofósseis calcários originaram-se no Neotriássico e aprimeira grande diversificação ocorreu no Jurássico. Desde então, são os principais fixadores de carbono atmosférico e importantes formadores de rochas carbonáticas. Os nanofósseis calcários dispõe atualmente no Brasil, de arcabouços bioestratigráficos bem detalhados, onde são usados biozoneamentos refinados com base em eventos globais associados ao zoneamento para nossa margem continental. Dentre as bacias sedimentares estudadas através do conteúdo nanofossilífero destacam-se as bacias de Potiguar, Ceará, Sergipe-Alagoas, Bahia-Sul, Espírito Santo, Santos e principalmente Campos, principal área sedimentar brasileira de importância para o petróleo, onde gerou subsídios essenciais para o entendimento da história sedimentar da região nos depósitos turbidíticos de campos gigantes como os de Marlim e Albacora (Dias-Brito, 1989).

As pesquisas micropaleontológicas realizadas na seção pré-quaternária da bacia foram inteiramente baseadas em amostras de subsuperfície, uma vez que estes depósitos não afloram. Estudos do conteúdo fossilífero dos depósitos quaternários na bacia, englobam desde macrofósseis de vertebrados e invertebrados continentais e marinhos a microfósseis pertencentes a diversos grupos taxonômicos, dentre os quais diatomáceas, foraminíferos, nanofósseis, ostracodes, radiolários e palinomorfos marinhos e continentais, registrados em sondagens e em depósitos aflorantes (turfeiras, lagoas, lagunas e depósitos praiais).

A microfauna de foraminíferos planctônicos em Plataforma de Florianópolis, Santa Catarina, está representada por 60 espécies e subespécies pertencentes a 13 gêneros, cuja distribuição estratigráfica indica idade neogênica para os sedimentos estudados.

Cenozoico

Os Depósitos Cenozoicos recobrem vastas regiões do Brasil sobrepondo-se, indistintamente, às unidades litoestratigráficas mais antigas. Ocorrem tanto em depressões e vales dos grandes rios, em chapadões e interflúvios situados em cotas elevadas como nas planícies costeiras, litoral, plataforma e talude continental.

Terciário

O Terciário, particularmente nas bacias da margem leste brasileira, é caracterizado por cunhas sedimentares com progradações siliciclásticas, que resultaram na deposição de arenitos turbidíticos em águas profundas. Na região continental adjacente, formaram-se bacias tafrogênicas (e.g. Bacia de Taubaté), e esse período também é caracterizado por várias intrusões alcalinas na borda das bacias sedimentares de Campos e Santos.

Metodologias para o Mesozoico–Cenozoico marinho, como os radiolários e ostracodes marinhos, constituem-se em novas ferramentas para analises bioestratigráficas.

Na Região Norte do Brasil, encontram-se as maiores extensões de coberturas terciárias, ocupando amplas áreas no extremo oeste do Estado do Amazonas, o Acre inteiro e o norte do Pará. As áreas de domínio do Terciário, na Amazônia, são sustentadas por baixos relevos com drenagem encaixada, esculpidos em argilitos, siltitos e arenitos da Formação Solimões e arenitos, argilitos, conglomerados e lateritas da Formação Barreiras desprovidos de microfósseis.

Para o norte no leste do Pará ocorrem, encravados nos depósitos da Formação Barreiras e de maneira localizada, calcários terciários das formações Pirabas e Maria Farinha. Na Região Centro-Oeste, significativos depósitos terciários constituídos por argilitos, arenitos, sedimentos detríticos e lateritas da Formação Cachoeirinha com coberturas detríticas, coluviais e lateríticas não mapeadas, com idades que possivelmente avançam até o Pleistoceno.

Na Região Sudeste, a faixa de domínio da Formação Barreiras, no litoral, vai restringindo-se até desaparecer por completo no Estado do Rio de Janeiro. Assumem grande importância, apesar de ocuparem superfícies relativamente pequenas os preenchimentos terciários do rifte continental que acolheu os sedimentos das bacias de Resende, Taubaté e São Paulo. Os depósitos destas bacias, constituídos por argilitos, arenitos, conglomerados e folhelhos, além de calcários da Bacia de Itaboraí, no Rio de Janeiro, sustentam os terrenos de maior ocupação urbana e industrial do País.

Na Região Sul, a Bacia de Curitiba é preenchida por arenitos, siltitos e argilitos da Formação Guabirotuba. Associadas aos depósitos terciários do rifte continental do Sudeste do Brasil ocorrem pequenas manifestações localizadas de magmatismo alcalino, como as registradas em depósitos quaternários Cabo Frio, Casimiro de Abreu, Jaboticabal e outras.

A caracterização bioestratigráfica de rochas do Neógeno superior (Pleistoceno/Holoceno) possibilita o reconhecimento de um arcabouço cronoestratigráfico para uma área e contribui para a identificação de lacunas e hiatos, além de possíveis escorregamentos e retrabalhamentos. Assim, esse procedimento tem se mostrado de grande utilidade no estudo da estabilidade de áreas do talude continental, contribuindo na implantação de plataformas de perfuração e dutos submarinos de óleo/gás.

Quaternário

Por serem originários da dinâmica presente e pré-atual de acumulação sedimentar, os depósitos quaternários encontram-se associados aos atuais agentes de sedimentação, constituídos pelo mar, rios e lagos, podendo transpor suas áreas de atuação por influência de outros fatores, sobretudo de natureza tectônica, a exemplo do Pantanal Matogrossense. Alguns dos depósitos citados a seguir podem ter idade remontando ao Terciário, principalmente os de grande extensão que abrangem vastas áreas deprimidas, recobrindo baixos interflúvios e extrapolando, assim, o espaço de influência da atual drenagem.

A maior superfície de cobertura sedimentar quaternária do Brasil encontra-se na Região Norte, Ocupa mais da metade do Estado do Amazonas e parte de Roraima e é constituída por aluviões e coluviões da Formação Içá, representados por arenitos Na Região Nordeste, na divisa entre o Piauí e a Bahia, ligados à drenagem do Rio São Francisco, mas com ocorrências afastadas de até 200 km de suas margens, existem depósitos fluviais detríticos com níveis de cascalho, depósitos eólicos continentais e tufos calcários (Formação Caatinga), refletindo severas condições de aridez pré-atuais na região. Próximo à costa, os aluviões distribuem-se ao longo das principais drenagens e misturam-se com depósitos marinhos, flúvio-marinhos e eólicos. Nas cabeceiras do Rio São Francisco, em região limítrofe entre as regiões Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste, espalham-se depósitos detríticos com níveis de cascalho e lateritas que ocupam os vales e alguns interflúvios entre os afluentes do São Francisco. Na Região Sudeste existe aluviões constituídos, siltitos e turfas. Na Região Nordeste, na divisa entre o Piauí e a Bahia, existe depósitos fluviais detríticos com níveis de cascalho, depósitos eólicos continentais e tufos calcários (Formação Caatinga), refletindo severas condições de aridez pré-atuais na região. Próximo à costa, os aluviões distribuem-se ao longo das principais drenagens e misturam-se com depósitos marinhos, flúvio-marinhos e eólicos. Nas cabeceiras do Rio São Francisco, em região limítrofe entre as regiões Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste, espalham-se depósitos detríticos com níveis de cascalho e lateritas que ocupam os vales e alguns interflúvios entre os afluentes do São Francisco.

Na Região Sudeste, existe aluviões constituídos por areias, argilas, siltes e cascalhos nas planícies de inundação e terraços fluviais, pouco representativos em escala regional, como as areias conglomeráticas e siltosas da Formação Rio Claro, além de depósitos marinhos, eólicos e deltaicos do litoral do Rio de Janeiro. O talude da bacia de Campos se mostra local ideal para o estudo de foraminíferos planctônicos do Quaternário em virtude de ocorrerem taxas de sedimentação consideravelmente mais altas do que em outras áreas oceânicas, o que facilita a análise e permite melhor definir zonas e subzonas bioestratigráficas. Suas associações são muito utilizadas em paleoecologia, paleoceanografia, bioestratigrafia e em monitoramento ambiental. A importância atribuída ao grupo nestes estudos deve-se, entre outros fatores, à sua elevada abundância e diversidade, ampla distribuição geográfica e batimétrica, rápida evolução, e grande sensibilidade às variações ambientais. O zoneamento bioestratigráfico do Neógeno Superior é baseado na presença/ausência de determinadas espécies de foraminíferos planctônicos (principalmente a espécie *Globorotalia menardii* presente em águas quentes) como reflexo de flutuações climáticas (figuras 15.14, 15.15, 15.16 e 15.17).

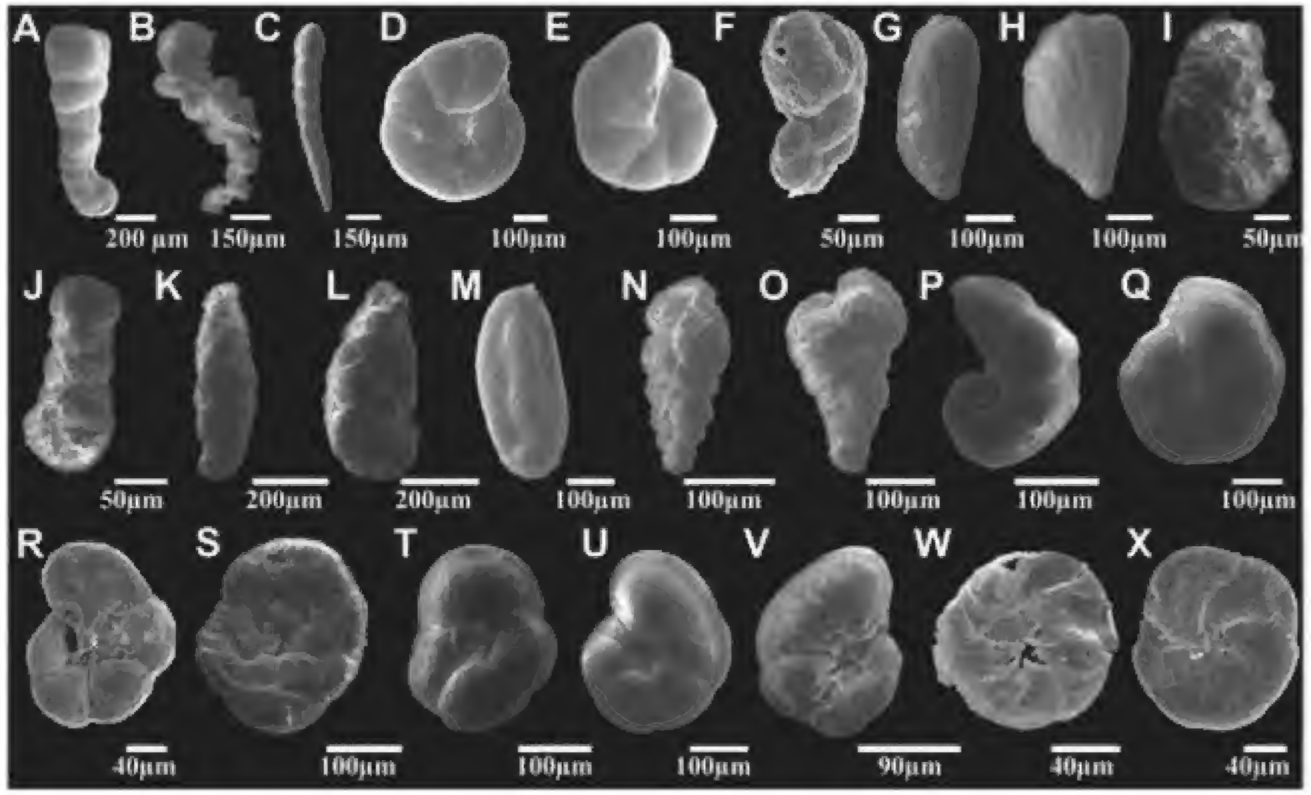


Figura 15.14 Foraminíferos do Quaternário do litoral do Brasil (Laut, 2007): (A) *Acupeina triperforata*. (B) *Polysaccammina ipohalina*. (C) *Warrenita palustris*. (D) *Haplophragmoides manilaensis*. (E) *Haplophragmoides wilberti*. (F) *Trochammminita irregularis*. (G) *Ammoastuta inepta*. (H) *Ammoastuta salsa*. (I) *Ammobaculites dilatatus*. (J) *Ammobaculites exiguus*. (K) *Ammotium cassis*. (L) *Ammotium salsum*. (M) *Miliammina fusca*. (N) *Textularia earlandi*. (O) *Textularia panaguaensis*. (P) *Jadammina polystoma*. (Q) *Arenoparrella mexicana*. (R) *Siphotrochammina lobata*. (S) *Tiphotrocha comprimata*. (T) *Paratrochammina clossi*. (U) *Trochammina inflata*. (V) *Trochammina macrescens*. (W) *Trochammina ochracea*. (X) *Trochammina squamata*.

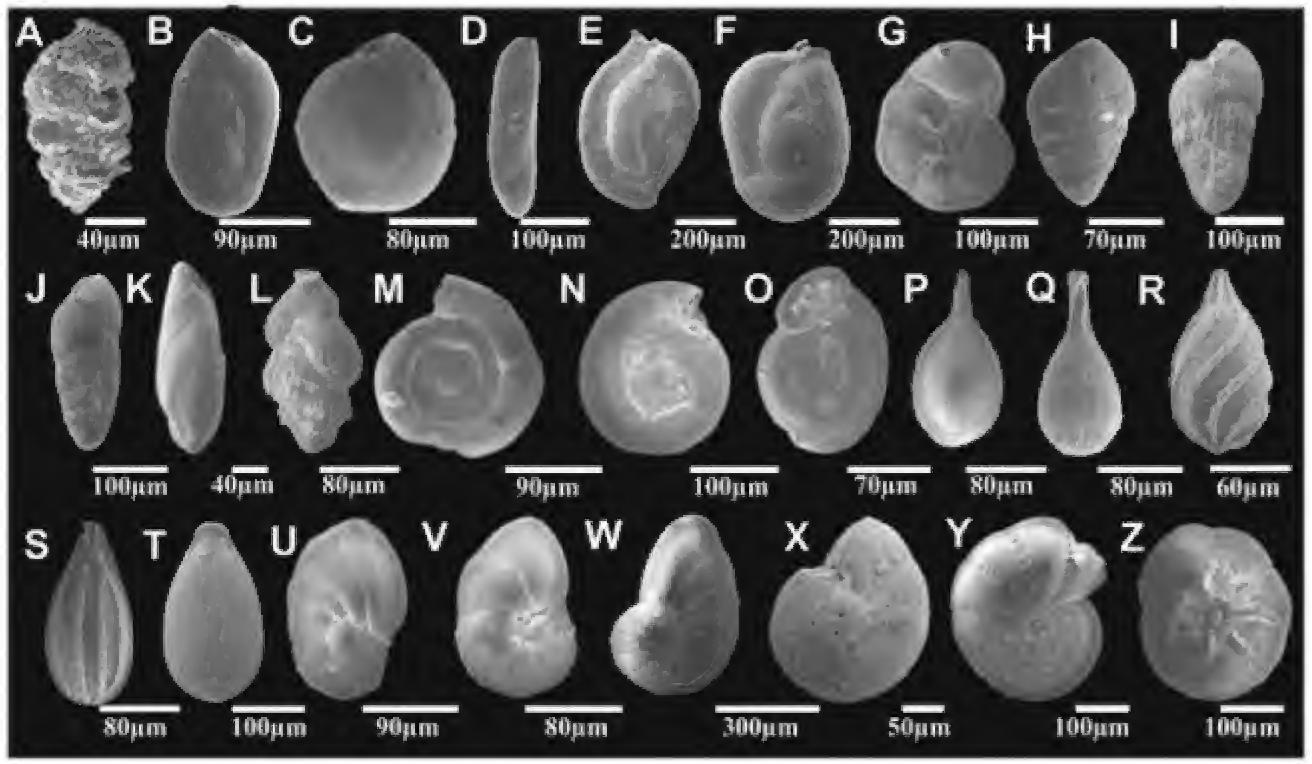


Figura 15.15 Foraminíferos do Quaternário litoral do Brasil (Laut, 2007): (A) *Galdryna exillis*. (B) *Quinqueloculina seminulum*. (C) *Quinqueloculina lamarkiana*. (D) *Quinqueloculina laevigata*. (E) *Quiqueloculina polygona*. (F) *Miliolinella subrotunda*. (G) *Rosalina brandyi*. (H) *Bolivina doniezi*. (I) *Bolivina striatula*. (J) *Bolivina translucens*. (K) *Bulivinella elegantissima*. (L) *Uvigerina peregrina*. (M) *Cornuspira incerta*. (N) *Cornuspira planarbis*. (O) *Wisnerella ariculata*. (P) *Lagena perlucida*. (Q) *Lagena laevis*. (R) *Lagena spirialis*. (S) *Lagena striata*. (T) *Fissurina lúcida*. (U) *Nonionella auris*. (V) *Nonionella opima*. (W) *Pseudononion altanticum*. (X) *Elphidium discoidale*. (Y) *Elphidium excavatum*.(Z) *Ammonia parkinsoniana*.

No Centro-Oeste presença de espesso pacote de aluviões e sedimentos lacustres, com níveis de cascalho, da Formação Pantanal.

Na Região Sul, os depósitos quaternários de maior importância são os do litoral do Rio Grande do Sul, constituídos por sedimentos arenosos, conglomeráticos e siltosos continentais, depósitos aluviais, marinhos, deltaicos, eólicos e lacustres generalizados e depósitos eólico-marinhos do Grupo Patos. Os aluviões são preferencialmente desenvolvidos ao longo dos cursos dos rios Jacuí, Vacacaí, Santa Maria, Ibicuí e Uruguai. No final do Quaternário nas localidades de Guaíba e Capão do Leão, a leste do Rio Grande do Sul foram descritos e ilustrados 31 palinomorfos relativos à *Magnoliophyta* (Magnoliopsida) provenientes de depósitos paludosos. Indicam uma diversidade de grãos de pólen cujas formas modernas relacionadas expressam diferentes hábitos de vida e estratos da floresta. No limite com a Região Sudeste, na área litorânea do Vale do Ribeira, registra-se a presença de arenitos, argilitos e siltitos da Formação Pariquera-Açu, com níveis de cascalho basal. Os palinomorfos do Holoceno do município de Taquarassu (MS) localizado próxima à margem direita do alto curso do rio Paraná, são representados por grãos de pólen e esporos de plantas terrestres e aquáticas, zigosporos e colônias de algas.

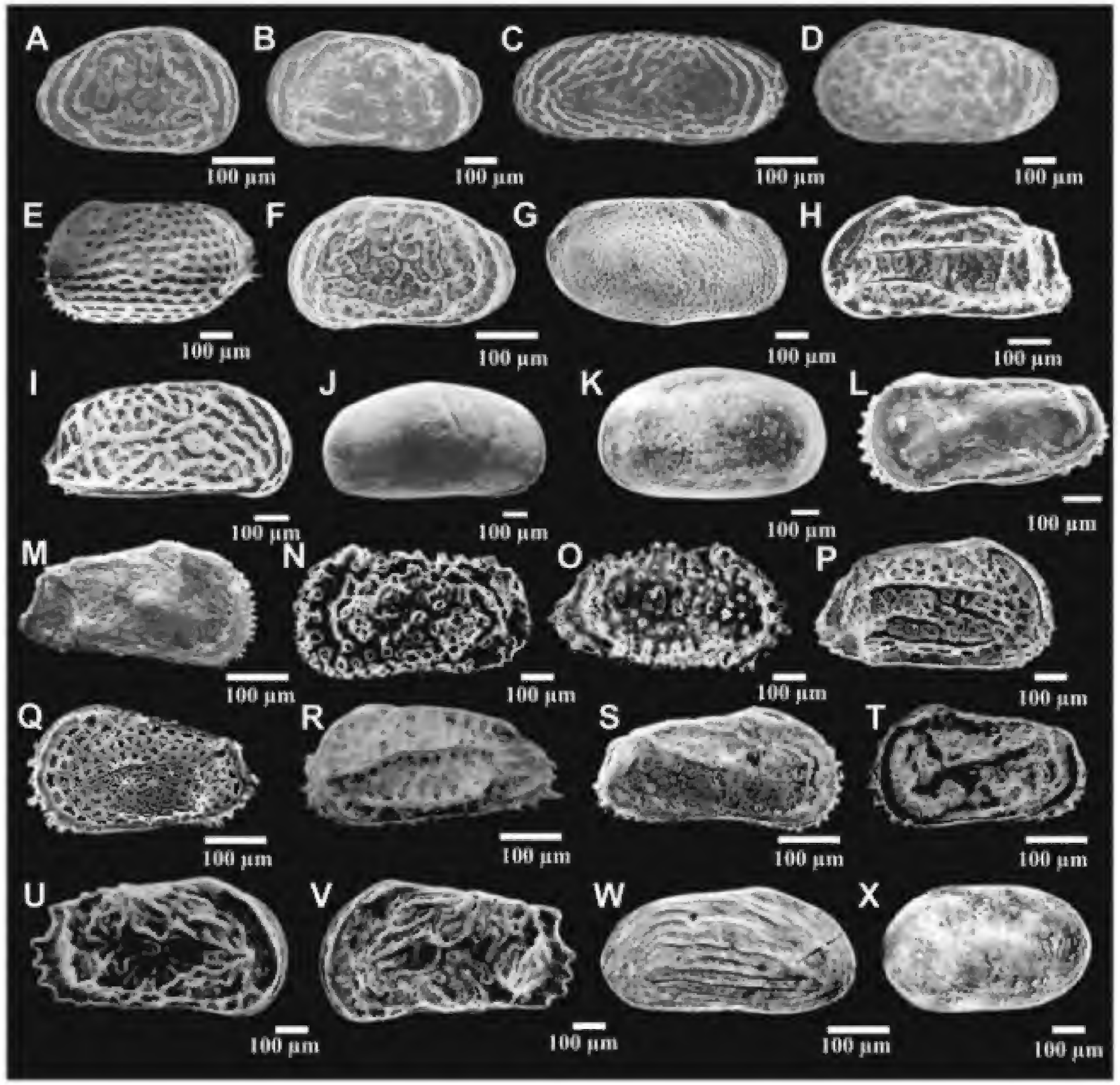


Figura 15.16 Ostracodes Quaternários: Baía de Sepetiba (Coimbra *et alii*, 1994), (A) *Callistocythere litoralensis*. (B) *Callistocythere ornata*. (C) *Tanella gracilis*. (D) *Whatleyella sanguinettiae*. (E) *Keijella dictyon;* Lagoa de Imaruí (Coimbra *et alii*, 2006). (F) *Callistocythere litoralensis*. (G) *Argenticytheretta laevipunctata*. (H) *Orionina similis*. (I) *Ruggiericythere dimorphica*. (J) *Cyprideis multidentata*. (K) *Cyprideis salebrosa*. (L) *Neocaudites triplistriatus*. Plataforma Continental da Margem Equatorial (Coimbra & Carmo, 2002). (M) *Cornucoquimba ramosae*. (N) *Henryhowella tuberculoclaviforma*. (O) *Cativella paratranslucens*. (P) *Costa variabilicostata*. (Q) *Cletocythereis atlântica*. (R) *Cativella reticulocostata*. (S) *Neocaudites subimpressus*. (T) *Neocaudites triplistriatus*. (U) *Puriana variabilis*. (V) *Puriana convoluta*. (W) *Australimoosella polypleuron*. Plataforma Continental Sudeste (Machado *et alii*, 2005). (X) *Cytherella hermargentina*.

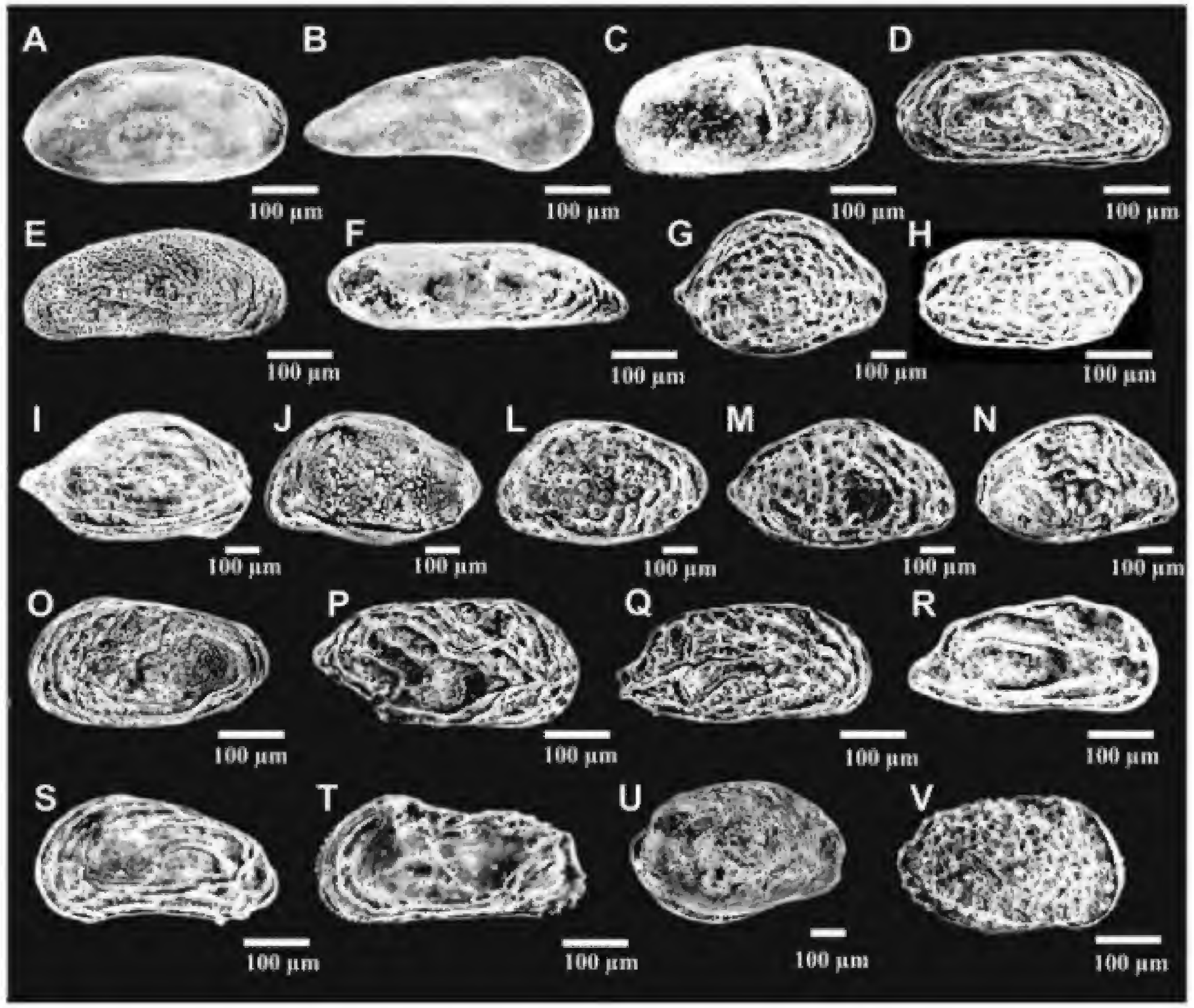


Figura 15.17 Ostracodes Quaternários: Plataforma Continental Sudeste (Machado *et alii*, 2005). (A) *Argilloecia inflata*. (B) *Pontocypris? Punctatus*. (C) *Cyprideis multidentata;* (D) *Papillosacythere parallela*. (E) *Cushmanidea variopunctata*. (F) *Neocytherideis impudicus*. (G) *Hemicytherura auriculata*. (H) *Semicytherura rugosoreticulata*. (I) *Semicytherura caudata*. (J) *Oculocytheropteron delicatum*. (K) *Oculocytheropteron delicatum*. (L) *Oculocytheropteron circumcostatum*. (M) *Oculocytheropteron macropunctatum*. (N) *Oculocytheropteron reticulopunctatum*. (O) *Oculocytheropteron micropunctatum*. (P) *Paracytheridea bulbosa*. (Q) *Ruggiericythere dimorphica*. (R) *Caudites ohmerti*. (S) *Caudites seminudus*. (T) *Neocaudites planeforma*. (U) *Loxoconcha bullata*. (V) *Brasilicythere reticulispinosa*.

Referências

ALMEIDA, F. F. 1969 Divisão estratigráfica do Pré-cambriano da plataforma brasileira. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 23, Salvador. *Anais*. Salvador: [s.n.], 52 p.

ARAI, M. & UESUGUI, N. 1989. Dinoflagellate biostratigraphy of the Macaé Formation (Albian–Cenomanian), Campos Basin. *In*: INTERNATIONAL CONFERENCE ON MODERN AND FOSSIL DINOFLAGELLATES, Woods Hole. Abstracts, 4, p. 20.

ASSINE, M. L. 2008. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobras*, *15*(2): 371-389.

ARAI, M. & LANA, C. C. 2004. Histórico do estudo de dinoflagelados fósseis no Brasil: sua relação com a evolução da exploração petrolífera no Cretáceo das bacias da margem continental *Boletim de Geociências da Petrobras, Rio de Janeiro*, *12*(1): 175-189.

CARDOSO, T. R. M. 2005. Acritarcos do Siluriano da Bacia da Amazonas: Bioestratigrafia e Geocronologia. *Arquivos do Museu Nacional*, *63*(4): 727-759.

CARMO, D. A.; RAFAEL, R. M. L.; VILHENA, R. M. & TOMASSI, H. Z. 2004. Redescrição de *Therisynoecum silvai* e *Darwinula matinsi*, Membro Crato (Formação Santana) Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, NE, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *7*(2): 151-158.

COIMBRA, J. C.; CARRENO, A. L. & FERRON, F. A. 1994. Holocene Podocopida ostracoda from Sepetiba Bay, Brasil – Some dominante taxa. *Pesquisas*, *21*(2): 90-99.

COIMBRA, J. C.; COSTA, K. B. & FAUTH, G. 2006. Paleoenvironmental significance of allochothonous v.s. autochthonous late Quaternary ostracodes from Imatuí Lagoon and D'Una River, Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(3): 295-302.

DE CESERO, P. 1997, Análise comparartiva da paleogeologia dos litorais atlanticos brasileiro e africano, *B. Geoci.Petrobras*, Rio de Janeiro, *11*(1/2): 1-18.

DIAS-BRITO, D. 1989. A Bacia de Campos no Mesocretáceo – Uma Contribuição a Paleoceanografia do Atlântico Sul Primitivo. *Revista Brasileira de Geociências*, *17*: 162-167.

GÓES, A. M. O. & FEIJÓ, F. J. 1994. Bacia do Parnaíba. *Bol. Geoci. Petrobras*, *8*(1): 57-67.

KOUTSOUKOS, E. A. M. 1990. Cretaceus foraminiferal morfhogroup distribution patters, palaeocommunities and trophic structures: a case study from Sergipe Basin, Brazil. *Earth Sciences*, *81*: 221-246.

LAUT, L. L. M. 2007. *Foraminíferos e tecamebas como indicadores ambientais em estuários tropicais – Brasil.* Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geologia e Geofísica Marinha, Universidade Federal Fluminense, 321 p.

MACHADO, C. P.; COIMBRA, J. C. & CARREÑO, A. L. 2005. The ecological and zoogeographical significance of the sub-Recent Ostracoda off Cabo Frio, Rio de Janeiro State, Brazil. *Marine Micropaleontology*, *55*:235- 253.

MILANI, E. J. & DAEMON, R. F. 1992. Revisão bio e litoestratigrafica da secão siluro–devoniana dos poços Asunción-1 e Asunción-2 (Pecten, Paraguai). *Internal Report. Petrobras/Nexpar,* 19 p.

PICARELLI, A. T. & GRILLO, J. L. 1996. Considerações sobre a paleogeografia da seção rifte das Bacias de Camamu/Almada e Recôncavo, com base em dados micropaleontológicos. SEBIPE. EPBA. Relatório interno da Petrobras, 1 v.

PONTE, F. C. & APPI, C. J. 1990. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. *36□ Congresso Brasileiro de Geologia*, Natal, 211-226.

QUADROS, L. P. 2002. Acritarcos e tasmanites do Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná. *Revista do Instituto Geológico*, *23*(1): 39-50.

QUADROS, L. P.; MARQUES-TOIGO, M. & KLEPZING M. C. 1995. Catálogo de Esporos e Pólen Fósseis do Paleozoico. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 9(1): 1-150.

REGALI, M. S. P. & SANTOS, P. R. S. 1999. Palinoestratigrafia e geocronologia dos sedimentosAlbo-Aptianos das bacias de Sergipe e de Alagoas. *Boletim do 5°. Simpósio sobre oCretáceo do Brasil*, Serra Negra-SP, 411-420.

SCOTESE, C. R. & MCKERROW, W. S. 1990. Revised world maps and introduction. *In*: W. S. MCKERROW & C. R. SCOTESE (eds.). PALAEOZOIC PALAEOGEOGRAPHY AND BIOGEOGRAPHY, (Memoir 12). The Geological Society of London, 21 p.

SLITER, W. V. 1977. Cretaceous benthic foraminifers from the western south Atlantic LEG39, Deep Sea Drilling Project. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, *39*: 657-697.

SOARES JÚNIOR, A. V.; COSTA, J. B. S. & HASUY, Y. 2008. Evolução da margem Atlântica Equatorial do Brasil: três fases distensivas. São Paulo UNESP, *Geociências*, *27*(4): 427-437.

TEXEIRA, L. B. 2001. Evidência geofísica de *rifts* precursores nas bacias paleozoicas do Amazonas, Paraná, Parecis, Parnaíba, Solimões e Alto Tapajós. *In*: MELO, J. H. G. & TERRA, G. J. S. (eds.). CORRELAÇÃO DE SEQUÊNCIAS PALEOZOICAS SUL-AMERICANAS. Rio de Janeiro, PETROBRAS, 7 p. (Ciência-Técnica-Petróleo. Seção Exploração de Petróleo, 20). 1 CD-ROM.

VICALVI, M. A. 1997. Zoneamento bioestratigráfico e paleoclimático dos sedimentos do Quaternário superior do talude da bacia de Campos, RJ, Brasil. *Boletim de Geociências da Petrobras 11*(1-2): 132-165.

VICALVI, M. A. 1999. Zoneamento bioestratigráfico e paleoclimático do QuaternárioSuperior do talude da Bacia de Campos e Platô de São Paulo adjacente,com base em foraminíferos planctônicos. Curso de Pós-Grauação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Tese de Doutorado, 183 p.

ZALÁN, P. V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J. C.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M. A.; VIEIRA, I. S. & APPI, V. T. 1990. *Bacia do Paraná*. *In*: ORIGEM E EVOLUÇÃO DE BACIAS SEDIMENTARES. RIO DE JANEIRO: PETROBRAS, p. 135-164.

PALEOINVERTEBRADOS

16

PORÍFEROS

Jane Maria Garrafielo Fernandes

Os poríferos, também conhecidos como esponjas, são animais exclusivamente aquáticos, na grande maioria marinhos. Aproximadamente 80% dos gêneros atuais ocorrem em fundos oceânicos (Clarkson, 1986) e estão distribuídos em todas as latitudes e profundidades. De hábito bentônico fixo na vida adulta, alimentam-se filtrando micro-organismos e outras substâncias da água que atravessam ininterruptamente qualquer esponja através de um sistema de canais. Coloniais ou solitárias, as esponjas mostram aspectos e dimensões muito variadas, as menores não excedem a 1 mm, enquanto que as maiores podem atingir até 2 m de altura. A reprodução do grupo pode ser sexual e assexual.

Os poríferos são os organismos mais simples com estrutura multicelular. Sem tecidos bem definidos, suas células mostram indicação de interdependência uma das outras, bem como, algumas delas, alto grau de mobilidade e habilidade de mudar de função durante sua existência (Hartman *et alii*, 1980). Em geral três camadas são diferenciadas na maioria das esponjas modernas: **pinacoderme**, **mesênquima** e **coanoderme** (figura 16.1A), constituídas respectivamente por pinacócitos (células achatadas), substância gelatinosa e coanócitos (células flageladas).

Uma esponja típica tem a forma similar a um vaso fixado pela base, perfurado externamente por pequenos poros e com uma cavidade central – átrio, que se abre no topo por uma grande abertura – ósculo (figura 16.1A-C). Externa e internamente, bem como ao longo dos canais, as esponjas são geralmente revestidas por **pinacócitos**. Entre estas camadas está o **mesênquima** ou **mesohyl** onde estão incluídas células livres ameboides, responsáveis pelas atividades vitais e secreção do esqueleto. Os coanócitos alojam-se em câmaras vibráteis localizadas no interior da esponja ou revestindo o átrio nas formas mais simples.

A maioria das esponjas tem um esqueleto interno situado no mesênquima, que funciona como suporte para a parte mole, podendo ser formado por material orgânico e/ou inorgânico. O esqueleto orgânico é constituído de **espongina** ou **colágeno** em formas de fibras anastomosadas. O esqueleto inorgânico, sob o ponto de vista paleontológico mais importante, pode ser **espicular** e **não espicular**. As espículas, unidades do esqueleto espicular, podem ser constituídas de carbonato de cálcio (aragonita ou calcita) ou sílica. Podem estar isoladas, formando redes ou encaixadas em um esqueleto calcário maciço poroso não espicular de aspecto fibroso ou lamelar.

As espículas podem ser distinguidas em função do tamanho em duas categorias: **microscleras** (figura 16.2B) e **megascleras** (figura 16.2A). As primeiras de dimensões muito reduzidas (1 mícron ou menos) ocorrem invariavelmente isoladas no organismo, enquanto que as megascleras, maiores (geralmente de 100 a 300 µm), ocorrem muitas vezes formando redes (figura 16.2C) e são mais comumente preservadas.

Conhecidas no documentário paleontológico desde o Cambriano, apesar de referências duvidosas no Pré-Cambriano (Finks & Hill, 1967), o potencial de fossilização dos poríferos é variável. Esponjas com estruturas esqueletais formando redes ou esqueleto não espiculares podem ser preservadas como um todo, sendo possível serem observadas além da forma geral, muitas vezes, as configurações dos poros dermais, canais, ósculo, entre outros; enquanto aquelas com esqueleto desarticulado, são fossilizadas como espículas dissociadas, constituindo elementos esparsos nos sedimentos.

Durante a fossilização as espículas que escapam da destruição estão sujeitas a outros processos diagenéticos que necessariamente não afetam a morfologia individual ou do esqueleto. A sílica amorfa (opala) primária das espículas silicosas é comumente transformada em sílica cristalina e mais frequentemente substituída por calcita ou outros tipos de minerais como calcedônia, glauconita, óxido de ferro, pirita, dentre outros, e nas calcárias, a aragonita em calcita. A natureza da composição original das formas fósseis no geral, é deduzida a partir das formas atuais.

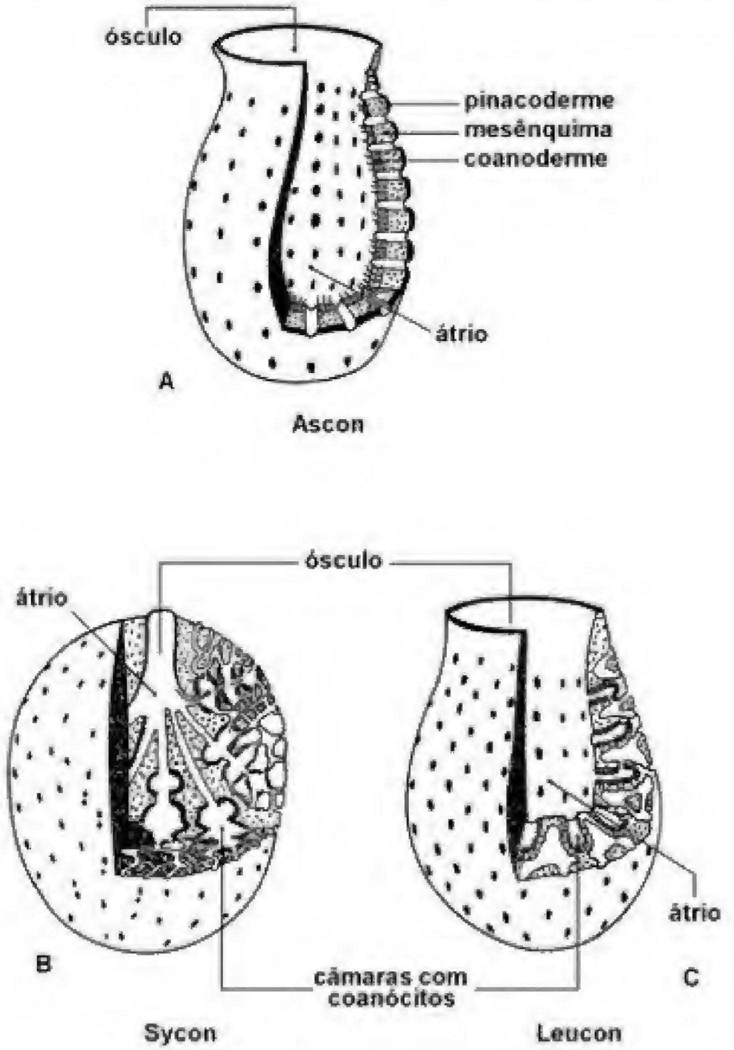

ósculo
pinacoderme
mesênquima
coanoderme
átrio
A
Ascon
ósculo
átrio
átrio
B
câmaras com coanócitos
C
Sycon
Leucon

Figura 16.1 Elementos morfológicos dos tipos de arquitetura de esponja: (A) tipo ascon – mostrando a disposição das camadas pinacoderme, mesênquima e coanoderme, e a cavidade atrial atapetada por coanócitos. (B) tipo sycon – câmaras vibráteis com coanócitos que se abrem diretamente no átrio. (C) tipo leucon – câmaras com coanócitos dispostas ao longo dos canais (modificado de Brusca & Brusca, 1990).

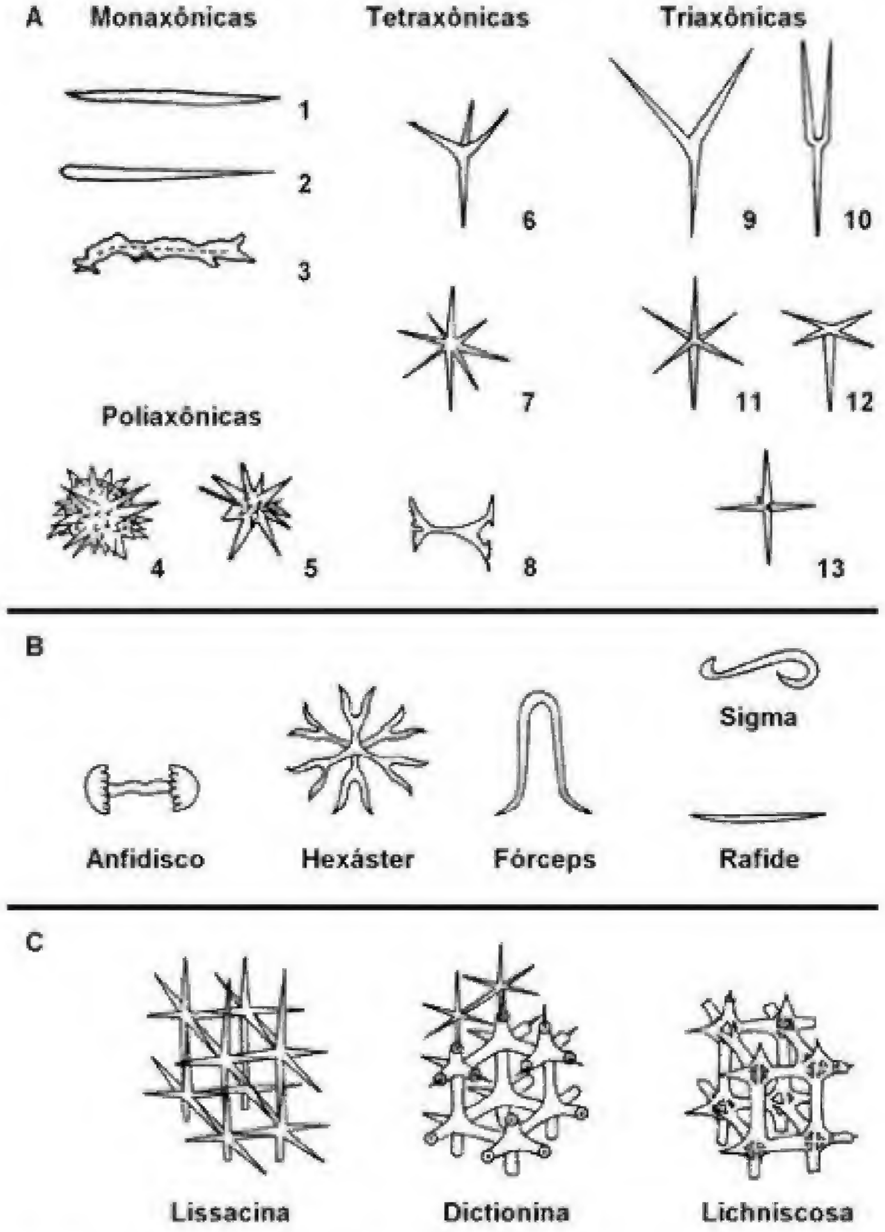

A
Monaxônicas
Tetraxônicas
Triaxônicas
1
2
3
6
9
10
7
11
12
Poliaxônicas
4
5
8
13
B
Sigma
Anfidisco
Hexáster
Fórceps
Rafide
C
Lissacina
Dictionina
Lichniscosa

Figura 16.2 (A) Tipos fundamentais de espículas megascleras: Monoaxônicas: diactinal (1), monoactinal (2), desmos (3); Poliaxônicas: esferoactinal (4), poliactinal (5); Tetraxônicas: tetractinal (6), octactinal (7), desmos (8); Triaxônicas: triactinal (9 e 10), hexactinal (11), pentactinal (12), stauractinal (13) (baseado em Laubenfels, 1955). (B) Alguns tipos e nomenclaturas de espículas microscleras: anfidisco, hexáster, fórceps, sigma e rafide (baseado em Laubenfels, 1955). (C) Estruturas esqueletais da Classe Hexactinellida formando redes dos tipos: lissacina, dictionina e lichiniscosa (baseado em Brusca & Brusca, 1990).

Morfologia

A morfologia das esponjas compreende basicamente o arranjo das estruturas orgânicas com relação ao sistema aquífero, os tipos de estruturas esqueletais, em particular das espículas, e sua organização.

Três tipos fundamentais de arquitetura de esponjas podem ser reconhecidos tanto nas formas fósseis como atuais: **ascon, sycon** e **leucon (rhagon)**.

O tipo **ascon** é o mais simples, caracteriza-se no geral por uma forma de um tubo de paredes muito finas, com inúmeros poros e uma cavidade atrial atapetada por coanócitos. São pequenas, não excedem a 10 cm de altura (figura 16.1A).

O tipo **sycon** é representado por várias unidades do tipo ascon agrupadas em torno de um canal axial exalante. As paredes mais espessas são atravessadas por numerosos canais dispostos radialmente, que vão da superfície externa até câmaras específicas atapetadas por coanócitos, que se comunicam diretamente com a cavidade atrial, através de uma abertura (figura 16.1B).

As esponjas do tipo **leucon**, que perfazem 98% das formas fósseis e modernas, são as mais complexas. Caracterizam-se por paredes espessas, denso mesênquima com um sistema complexo de canais ramificados e numerosas pequenas câmaras com coanócitos. O átrio é reduzido a uma série de canais exalantes (figura 16.1C).

Somente as partes duras das esponjas são importantes paleontologicamente, pois de uma maneira geral são feições características utilizadas na classificação sistemática do grupo.

As espículas são classificadas em quatro tipos fundamentais em função de seus eixos e raios. Em cada grupo fundamental ocorrem muitas variedades, seja pelo desenvolvimento desigual dos eixos e raios ou pela eliminação de alguns deles.

As **monoaxônicas** são espículas de constituição calcária ou silicosa que apresentam único eixo. Podem ser monoactinais, quando apresentam um único raio, isto é, cresce em apenas uma direção (figura 16.2A-2) ou diactinais com dois raios, cresce em duas direções (figura 16.2A-1).

Triaxônicas são espículas silicosas ou calcárias que apresentam três eixos. Podem ser triactinal – 3 raios (figuras 16.2A-9 e A-10) ou hexactinal – 6 raios (figura 16.2A-11) e formas derivadas pela perda de raios, tais como pentactinal – 5 raios (figura 16.2A-12) ou stauractinal – 4 raios no mesmo plano (figura 16.2A-13).

As **tetraxônicas** estão presentes nas esponjas calcárias e silicosas. São espículas com 4 eixos que se estendem em diferentes direções; geralmente são tetractinais – 4 raios (figura 16.2A-6), mas podem ser também octactinais – oito raios, que são espículas calcárias especiais, onde seis de seus raios estão no mesmo plano (figura 16.2A-7).

Poliaxônicas são espículas silicosas com vários eixos divergindo de um ponto comum. Podem ser esferoactinal (figura 16.2A-4) ou poliactinal (figura 16.2A-5).

Desmos é um tipo especial de espícula silicosa modificada na forma e ornamentação pela deposição de camadas de sílica sobre espículas monoaxônicas (figura 16.2A-3) ou tetraxônicas (figura 16.2A-8).

Algumas esponjas podem ter apenas um tipo de espícula, mas a maioria possui dois ou mais tipos, bem como diferenciação em micro e megascleras. As megascleras constituem o esqueleto principal, enquanto que as microscleras elementos esqueléticos acessórios.

Esqueletos formando redes são encontrados em esponjas silicosas com espículas do tipo desmos, em algumas esponjas calcárias, onde as espículas são soldadas por seus eixos e na grande maioria das esponjas silicosas com espículas hexactinais.

Neste último caso, o esqueleto pode apresentar três tipos de rede (figura 16.2C):

a) Lissacina

Que é constituída pela justaposição dos eixos das espículas podendo formar um esqueleto rígido pelo contato das pontas, mas de malha irregular e frágil.

b) Dictionina

Formada pela fusão de raios de espículas hexactinais revestidas por sílica secundária, caracterizando uma rede com retículo cúbico regular tridimensional.

c) Lichiniscosa

Similar a dictionina, porém com o centro da espícula vasado por aberturas diagonalmente orientadas.

Classificação

A classificação sistemática dos modernos poríferos é baseada na composição química, configuração dos elementos esqueletais e nas partes orgânicas, seja no desenvolvimento larval ou padrão de canais, enquanto que nos fósseis a classificação utiliza como critérios a estrutura e o grau de fusão dos elementos esqueléticos.

Neste grupo estão incluídas cinco classes: Hexactinellida, Demospongia, Calcaria, Sclerospongia e Stromatoporata.

A. Classe Hexactinellida
(Cambriano–Recente)

Esponjas dotadas de um esqueleto constituído por espículas silicosas basicamente do tipo hexactinal ou formas derivadas, geralmente formando redes. Microscleras e megascleras, via de regra presentes (figura 16.3A-B).

Grupo exclusivamente marinho, atualmente restrito a profundidades maiores que 200 m, que foi comum no passado geológico em ambientes de águas rasas, representando um dos mais importantes elementos construtores de recifes.

A classificação sistemática de modernas Hexactinellida é essencialmente baseada na caracterização das microscleras e partes orgânicas, enquanto que o tipo de estrutura esqueletal e o grau de fusão do esqueleto são os critérios fundamentais usados nos fósseis.

Os dois tipos básicos de microscleras do grupo, hexáster e anfidisco (figura 16.1B), raramente preservados como fósseis, servem como critério para a classificação das subclasses Hexasterophora (hexáster) e Amphidiscophora (anfidisco), as primeiras representando a maioria das formas modernas e a última, compreendendo poucas famílias viventes.

As grandes feições do esqueleto, bem representadas no registro geológico, têm sido utilizadas para a classificação de grupos no nível de ordem. Três grandes grupos podem ser distinguidos associados a subclasse Hexasterophora. O primeiro com esqueleto lissacino, presentes desde o Cambriano Inferior e predominantes por todo o Paleozoico; o segundo com esqueleto dictionino que fez sua aparição no Devoniano, tornando-se representativo no Mesozoico e o último com esqueleto lichiniscosa com *datum* de aparecimento no Triássico.

Nos calcários miocênicos da Formação Pirabas são registrados os gêneros *Aphrocallistes* e *Manzonia* (Ferreira & Fernandes, 1997).

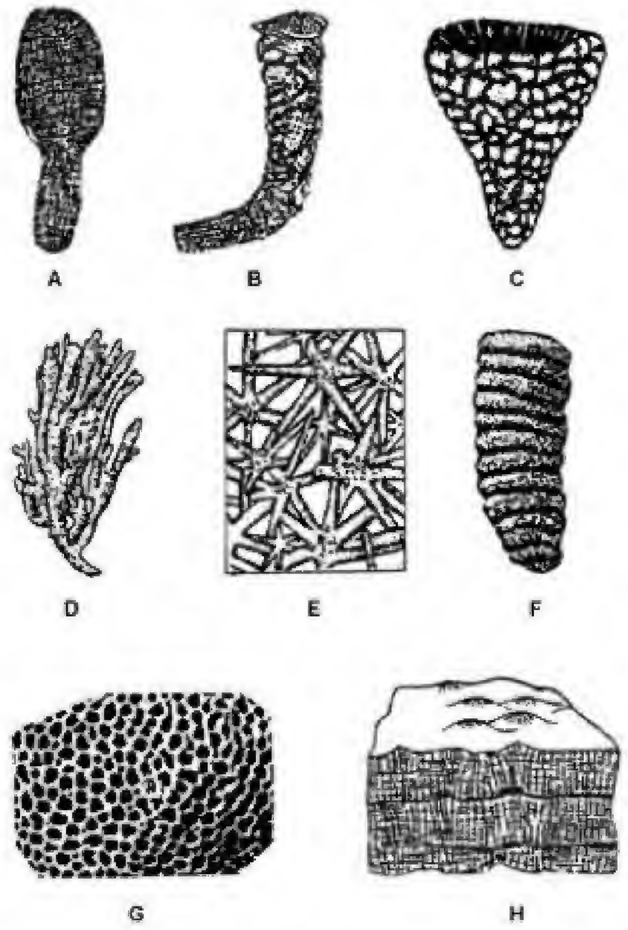


Figura 16.3 Alguns representantes dos poríferos – Classe Hexactinellida: (A) *Gabelia* – Devoniano de Nevada, EUA (Rigby & Murphy, 1983). (B) *Euplectella* – forma recente (Brusca & Brusca, 1990); Classe Demospongia. (C) *Camellaspongia* – Ordoviciano de Minnesota, EUA (Rigby & Bayer, 1971). (D) *Haliclona* – forma recente (Hartman *et alii*, 1980); Classe Calcária. (E) *Zangerlispongia* – Carbonífero de Illinois, EUA, mostrando a relação entre as espículas (Ribgy & Nitecki, 1975). (F) *Amblysiphonelloides* – Ordoviciano da Califórnia, EUA (Rigby & Potter, 1986). (G) Representante atual da Classe Sclerospongia, *Acanthochaetetes*, aproximadamente x 7 (Basile *et alii*, 1984). (H) Estrutura esquemática do estromatoporoide *Actinostroma* (modificado de Ribgy, 1987).

B. Classe Demospongia
(Cambriano–Recente)

Este grupo inclui a maioria das esponjas modernas, representado aproximadamente por 600 gêneros viventes. São encontradas em ambientes marinhos desde a zona de maré até profundidades de cerca de

9 000 m, assim como, em ambientes transicionais e aquáticos de águas doces (figura 16.3C-D).

Caracterizam-se por apresentar arquitetura do tipo leucon e esqueleto constituído por espículas silicosas, fibras de espongina ou ambos. Alguns representantes do grupo carecem de qualquer tipo de esqueleto (fibras ou espículas).

As megascleras da estrutura esqueletal, normalmente associadas às fibras de espongina, estão representadas por espículas monoaxônicas e tetraxônicas (formando ângulos de 60° e 120°). Em alguns casos ocorrem mais de um tipo de megascleras no mesmo indivíduo. Microscleras nem sempre presentes.

A classificação do grupo no nível de ordem é baseada na composição do esqueleto, forma e comportamento das espículas, se fusionadas ou não.

A maioria das estruturas esqueletais é constituída por espículas isoladas, exceto na ordem Lithistida, que é representada por redes formadas pela fusão, articulação e/ou entrecruzamento dos extremos de espículas do tipo desmos, produzindo um rígido esqueleto (figura 16.3C). Grupo originado no Paleozoico, foi importante bioconstrutor de recifes do passado, e é pouco representativo atualmente.

No Brasil são encontradas espículas isoladas de Demospongia no Devoniano da Bacia do Solimões (Silva, 1987) e no Permiano da Bacia do Paraná (Mendes, 1967), além de outras ocorrências.

Dentre as Demospongia, o grupo das Clionidae é capaz de perfurar conchas e rochas calcárias, estendendo-se abaixo da superfície e secretando um esqueleto espicular.

Atividades bioerosivas em conchas de moluscos atribuídas à família Clionidae são evidenciadas na Bacia Pernambuco-Paraíba (Almeida & Muniz, 1992) e Formação Pirabas.

C. Classe Calcaria

(Cambriano–Recente)

Formas exclusivamente marinhas que habitam preferencialmente águas tropicais rasas, geralmente incrustadas em substratos duros. Apresentam sistema de canais dos tipos **ascon**, **sycon** e **leucon** e estrutura esquelética constituída por carbonato de cálcio (aragonita e calcita) representada por espículas e/ou paredes porosas não espiculares.

As espículas não mostram pronunciada diferenciação em micro e megascleras e são geralmente dos tipos monoactinais, diactinais e triactinais. Comumente as espículas estão isoladas nos organismos, mas podem estar unidas em redes.

As esponjas calcárias viventes são classificadas com base no desenvolvimento larval, padrão de canais e estruturas esqueletais, enquanto que as fósseis com base fundamentalmente neste último critério.

Quatro grandes ordens de esponjas calcárias podem ser distintas:

Ordem Heteractina

O primeiro, mais antigo e extinto grupo, caracteriza-se pela presença de espículas diferenciadas das demais da classe, predominantemente octactinais e relacionadas. São os principais elementos das faunas do Cambriano, Siluriano e Carbonífero (figura 16.3E).

Ordem Pharetronida

O segundo grupo com *datum* de aparecimento no Paleozoico, e pouco representativo atualmente, apresenta espículas triactinais e monoactinais comumente unidas e uma sólida matriz calcária não espicular.

Ordem Sphinctozoa

Caracterizado por um esqueleto usualmente poroso, não espicular e espículas associadas, geralmente tubular e segmentado (figura 16.3F). Presentes no registro fóssil desde o Paleozoico inferior, representaram um dos mais importantes elementos construtores de recifes do Permiano e Triássico. Eram considerados extintos no final do Mesozoico, até o aparecimento de uma única espécie vivente *Neocoelia crypta* descrita em 1977.

Existem ainda quatro ordens, que compreendem a maioria das esponjas cenozoicas. Caracterizam-se por apresentar espículas triactinais isoladas e relacionadas. Podem ter tido uma longa história geológica, mas têm deixado um pobre registro pressupostamente em função do esqueleto desarticulado.

D. Classe Sclerospongia

(Ordoviciano–Recente)

Classe de esponjas que se caracteriza por apresentar um esqueleto composto de espículas silicosas monoaxônicas, fibra de espongina e um esqueleto basal maciço não espicular calcário (aragonita ou calcita), geralmente esculturado na superfície por pequenos cálices rasos ou sulcos meandriformes (figura 16.3G).

Exclusivamente marinhos, seus representantes viventes habitam cavernas, túneis e recesso de recifes de corais restritos ao Caribe e região Indo-Pacífica tropical e têm sido considerados como espécies relícticas de organismos de águas rasas, possivelmente importantes elementos construtores de recifes do passado.

Dentre os poucos representantes modernos da classe, o gênero *Tabulospongia* tem sido associado também ao grupo Chaetetida. A afinidade entre Sclerospongia e Chaetetida (grupo extinto – Ordoviciano–Mioceno – de posição sistemática incerta, mas corretamente associados a corais Tabulata), permitiria correlacionar o *datum* de aparecimento da classe ao Paleozoico inferior.

E. Classe Stromatoporata

(Cambriano?–Recente?)

Grupo de organismos coloniais caracterizado por esqueleto calcário, internamente constituído por elementos transversais paralelos ao substrato e elementos verticais, perpendiculares à laminação, denominado respectivamente de lamelas e de pilares. A superfície externa pode ser lisa, apresentar pequenas protuberâncias em intervalos regulares denominadas de mamelões e mais frequentemente apresentar sulcos radiais em padrão estrelado dispostos em torno do ósculo, denominados de astrorrizas (figura 16.3H).

Importantes elementos construtores de recifes do Paleozoico e Mesozoico, este grupo, de afinidade incerta, foi relacionado a algas, hidrozoários e esponjas. A partir do final da década de 1970 tem se firmado sua posição como poríferos (Hartman *et alii*, 1980; Stearn, 1980).

Os estromatoporoides têm uma longa história geológica, possivelmente desde o Cambriano. Durante o Paleozoico alcançaram sua maior diversidade e seu *datum* de extinção tem sido atribuído ao limite Cretáceo–Terciário. Entretanto são relacionados ao grupo, ocorrências duvidosas no Terciário (Hartman *et alii*, 1980) e com restrições os gêneros atuais *Astrosclera*s e *Calcifibrospongia*, considerados por Hartman *et alii* (1980), como descendentes deste grupo de organismos.

Distribuição Estratigráfica

As esponjas são organismos de longa história geológica, cuja origem e início evolutivo estão ocultas no Pré-Cambriano.

Apesar da ampla distribuição estratigráfica do filo, a descontinuidade e inadequação do registro, no geral representada por espículas isoladas de diagnóstico variável, o forte provincialismo, dentre outros fatores, têm dificultado a compreensão do grupo através do tempo.

No entanto, o filo tem mostrado um notável conservadorismo em algumas características. Muitas espículas de esponjas do Paleozoico são quase indistinguíveis de similares viventes, bem como, a tendência à fusão de espículas evidenciada já no Paleozoico inferior.

Apesar de referências duvidosas mais antigas, os primeiros registros de poríferos datam do Cambriano Inferior e estão representadas por espículas de Hexactinellida e da classe Calcaria (Finks & Hill, 1967).

A fauna do Cambriano é pouca diversificada, mas já estão presentes também esponjas com esqueletos coerentes lissacino e espículas monoaxônicas de Demospongia. Registros mais recentes de Sphinctozoa foram assinalados na Austrália (Rigby & Potter, 1986).

Durante o Ordoviciano, ocorre uma rápida expansão das Lithistida, que possivelmente se originaram no final do Cambriano. No Ordoviciano ocorrem também os primeiros registros inquestionáveis dos estromatoporoides, e possivelmente da classe Sclerospongia (grupo Chaetetides).

O Devoniano é marcado pela grande expansão e clímax dos estromatoporoides e a aparição de Hexactinellida com esqueleto dioctinino.

No final do Permiano, os *taxa* dominantes no Paleozoico de Hexactinellida, Lithistida e Heteractina desapareceram. Entretanto as formas mesozoicas e cenozoicas, no geral tiveram sua origem no Carbonífero ou Permiano, exceto pelas Hexactinellida com esqueleto de rede lichiniscosa que surgiram no Triássico.

No Carbonífero ocorrem os primeiros registros de microscleras anfidisco da subclasse Amphidiscophora, representada nos mares modernos por poucas famílias e Demospongia com espículas tetractinais.

No Permiano surge um novo grupo de esponjas calcárias, os Pharetronida que se expandiram gradualmente até o Jurássico quando atingiram seu clímax. No Permiano ocorre também grande diversidade e expansão das calcárias Sphinctozoa, cujo sucesso é repetido no Triássico, e que estão representadas nos mares atuais por uma única espécie moderna.

No Jurássico ocorrem esponjas calcárias modernas e grande diversidade de estromatoporoides. O Cretáceo foi, sem dúvida, o período de esplendor do filo, onde a maioria dos grupos atingiu o seu apogeu ou grande representatividade. Foram registrados 150 gêneros de Lithistida, 170 de Hexactinellida e 70 de Pharetronida representados nos mares modernos por respectivamente 50, 120 e 10 gêneros (Finks & Hill, 1967).

Paleobiogeografia

Embora as esponjas tenham virtualmente ocupado todos os ambientes aquáticos, certos padrões de distribuição podem ser evidenciados nos mares modernos.

Esponjas calcárias são mais numerosas em águas tropicais e subtropicais em níveis batimétricos menores que 100 m, embora registradas em profundidades extremas de 2 000 m. Sclerospongia são relativamente raras nos mares modernos, limitadas ao Caribe e região Indo-Pacífica Tropical, distribuem-se desde águas muito rasas (5 m) em hábitat com pouca luz a águas certamente mais profundas que 200 m. Hexactinellida estão restritas a águas profundas (mais de 200 m) exceto em altas latitudes. Demospongia vivem em todas as profundidades e temperaturas, sendo tolerantes à variação de salinidade.

No entanto, as esponjas do Paleozoico e início do Mesozoico foram importantes bioconstrutores de recifes, amplamente distribuídas, mostrando que a trajetória do grupo sofreu mudanças temporais na preferência paleoambiental relacionado à profundidade e energia das águas.

Particularmente no Paleozoico, a maior diversidade de todas as classes de poríferos está associada às águas rasas de média a alta energia em fácies carbonáticas, embora ambientes de baixa energia relacionados desde a plataforma interna ao talude têm sido atribuídos às formas silicosas.

O papel ativo das esponjas como importantes elementos bioconstrutores é assinalado a partir do Ordoviciano, apesar de referências já no Cambriano Inferior (Brunton & Dixon, 1994).

Estruturas recifais do Ordoviciano constituídas essencialmente por Lithistida associadas a algas, são registradas nos Estados Unidos, Canadá e Austrália (Rigby, 1987). Já no Siluriano e Devoniano, os recifes são formados por estruturas dominantemente constituídas por estromatoporoides e corais, amplamente distribuídos na Europa, Canadá e Austrália (Burchette, 1981; Riding, 1981; St. Jean, 1986).

No final do Paleozoico e início do Mesozoico, as estruturas recifais são caracterizadas pela presença de esponjas calcárias (Sphinctozoa e Pharetronida) como um dos seus principais constituintes. Recifes com estas características no Permiano superior são registrados no Texas e Novo México (Estados Unidos), China e Tunísia (Brunton & Dixon, 1994), enquanto no Triássico estão expressivamente representadas na Europa, na região do antigo mar de Tethys e Ásia (Flügel, 1981). Nos Estados Unidos, corais e estromatoporoides são os principais constituintes e Sphinctozoa, elementos acessórios (Stanley Jr., 1979).

No Jurássico são evidenciadas construções recifais com o predomínio de Pharetronida no norte da França e Inglaterra, enquanto que no final do sistema, o predomínio é exercido pelos estromatoporoides na Europa.

A partir do Jurássico os Hexactinellida passaram a ter sucesso em águas mais profundas, no entanto, no Jurássico Superior, bioermas com hexactinelidas associados a algas são evidenciados no sul da Alemanha (Flügel & Steiger, 1981).

No final do Mesozoico, ainda que localmente abundantes, as esponjas aparentemente deixaram de exercer o papel de bioconstrutores, embora sejam comuns em recifes de corais modernos.

Muito pouco é conhecido das esponjas do Terciário, cujo registro é constituído quase exclusivamente por esponjas silicosas.

Esponjas silicosas, atribuídas a ambientes marinhos de águas rasas, são assinaladas no Neooligoceno das Antilhas (Formação Antigua), Eomioceno do Brasil (Formação Pirabas) e Mioceno da Argélia. Enquanto que registros associados a águas profundas, mais comuns, são evidenciados no Mioceno da Espanha (Brimbaud & Vachard, 1986) e do Eoceno ao Oligoceno da Nova Zelândia (Hartman *et alii*, 1980).

Aplicações

Além de importantes bioconstrutores do passado, as esponjas destacam-se no contexto geológico como uma das principais fontes de sílica biogênica (Hartman *et alii*, 1980), e pelo relativo impacto destrutivo, como consequência das atividades bioerosivas causadas em estruturas recifais (Longman, 1981).

As esponjas, no geral, têm sido consideradas de pouco valor estratigráfico em zoneamentos bioestratigráficos. O provincialismo evidenciado na maioria dos sistemas, aliado à descontinuidade no registro, tem restringido a utilização do grupo a correlações regionais, particularmente em áreas onde persistem através da seção estratigráfica (Rigby, 1987).

Entretanto, estudos mais recentes (Brunton & Dixon, 1994) baseados na ocorrência de bancos recifais de esponjas silicosas durante o Fanerozoico, permitiram caracterizar 6 grandes eventos bioconstrutores destes organismos de caráter global a intervalos aproximados de 70 a 100 milhões de anos (Eocambriano, Eoordoviciano, Neossiluriano, Eocarbonífero, Neopermiano e Neojurássico).

Silva & Yokota (1996) utilizaram espiculitos (rochas constituídas especialmente por espículas silicosas) na correlação de poços da sequência silurodevoniana da Bacia do Solimões, bem como associaram a ocorrência destes níveis de espiculitos na bacia ao episódio da proliferação de bancos recifais do Siluriano proposto por Brunton & Dixon (1994).

Referências

ALMEIDA, J. A. C. & MUNIZ, G. C. B. 1992. Atividades bioerosivas em conchas de moluscos da Bacia Pernambuco-Paraíba. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 37, São Paulo, 1992. *Boletim de Resumos Expandidos*. São Paulo, SBG, v. 2, p. 493-494.

BASILE, L. L.; CUFFEY, R. J. & KOSICH, D. F. 1984. Sclerosponges, pharetronids and sphinctozoans (relict cryptic hard-bodied Porifera) in the modern reefs of Enewetak Atoll. *Journal of Paleontology*, *58*(3): 636-650.

BRIMBAUD, F. R. & VACHARD, D. 1986. Les spongiaires silicieux du Tortonian des Bétiques (Miocene de l'Espagne du Sud): espèces nouvelles ou peu connues. II Hexatinellides. *Bulletin Museum National d'Histoire Naturelle*, *8*(4): 415-445.

BRUNTON, F. R. & DIXON, O. A. 1994. Siliceous Sponge-microbe Biotic Associations and Their Recurrence Through the Phanerozoic as Reef Mound Constructors. *Palaios*, *9*: 370-387.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 1990. Phylum Porifera: The Sponges. *In:* BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. (ed.). *Invertebrates*. Massachussets, Suderland, p. 181-210.

BURCHETTE, T. P. 1981. European Devonian Reefs: A Review of Current Concepts and Models. *In:* TOOMEY, D. F. (ed.). *European Fossil Reef Models*. Oklahoma, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 85-142 (Special Publication, 30).

CLARKSON, E. N. K. 1986. *Paleontologia de Invertebrados y su evolucion*. Madri, Paraninfo SA, 375 p.

FERREIRA, C. S. & FERNANDES, J. M. G. 1997. Espongiários silicosos (Hexactinellida) da Formação Pirabas, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, Ciências da Terra, *8*: 21-27.

FINKS, R. M. & HILL, D. 1967. Porifera and Archaeocyatha. *In:* HARLAND, W. B. *et alii* (ed.). *The Fossil Record*. London, Geological Society of London, p. 333-345.

FLÜGUEL, E. 1981. Paleoecology and Facies of Upper Triassic Reefs in the Northern Calcareous Alps. *In:* TOOMEY, D. F. (ed.). *European Fossil Reef Models*. Oklahoma, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 291-359 (Special Publication, 30).

FLÜGUEL, E. & STEIGER, T. 1981. Un Upper Jurassic Sponge-Algal Buildup from the Northern Frankenalb, West Germany. *In:* TOOMEY, D. F. (ed.). *European Fossil Reef Models*. Oklahoma, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 371-397 (Special Publication, 30).

HARTMAN, W. D.; WENDT, J. W. & WIEDENMAYER, F. 1980. *Living and Fossils Sponges. Notes for a short course*. Sedimenta VIII, Miami, University of Miami, 274 p.

LAUBENFELS, M. W. 1955. Porifera. *In:* MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Archaeocyatha and Porifera.* N.York, The University of Kansas Press. Geological Society of American, p. E21-E122.

LONGMAN, M. W. 1981. A Process Approach to Recognizing Facies of Reef Complexes. *In:* TOOMEY, D. F. (ed.). *European Fossil Reef Models.* Oklahoma, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 9-40 (Special Publication, 30).

MENDES, J. C. 1967. The Passa Dois Group. *In:* BIGARELLA, J. J.; BECKER, R. D. & PINTO, I. D. (eds.). *Problems in Brasilian Gondwana Geology.* Curitiba, Imprensa da Universidade Federal do Paraná, p. 120-160.

RIDING, R. 1981. Composition, Structures and Environmental Setting of Silurian Bioherms and Biostromes in Northern Europe. *In:* TOOMEY, D. F. (ed.). *European Fossil Reef Models.* Oklahoma, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, p. 41-83 (Special Publication, 30).

RIGBY, J. K. 1987. Phylum Porifera. *In:* BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & HOWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrate.* London, Blackwell Scientific Publications, p. 116-139.

RIGBY, J. K & BAYER, T. N. 1971. Sponges of Ordovician Maquoketa Formation in Minnesota and Iowa. *Journal of Paleontology, 45*(4): 608-627.

RIGBY, J. K. & MURPHY, M. A. 1983. *Gabelia*, a new late Devonian lyssakid protosponge from the Roberts Mountains, Nevada. *Journal of Paleontology, 57*(4): 797-803.

RIGBY, J. K. & NITECKI, M. H. 1975. Un unusually well preserved heteractinid sponge from the Pennsylvanian of Illinois and a possible classification and evolutionary scheme for the Heteractinida. *Journal of Paleontology, 49*(2): 329-339.

RIGBY, J. K. & POTTER, A. W. 1986. Ordovician Sphinctozoan sponges from the Eastern Klamath Mountains, Northern California. *Journal of Paleontology, 60*(4): 1-47.

SILVA, O. B. 1987. Espongiários do Devoniano da Bacia do Solimões. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, 1987. *Atas.* Rio de Janeiro, SBP, v. 2, p. 983-999.

SILVA, J. G. F. & YOKOTA, H. K. 1996. Ocorrência de espiculitos na Bacia do Solimões. *In:* SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 5, Belém, 1996. *Boletim de Resumos Expandidos.* Belém, SBG, p. 195-198.

STANLEY Jr., G. D. 1979. Paleoecology, structure and distribution of Triassic coral buildups in western North America. *The University of Kansas Paleontological Contributions, 65*: 1-58.

STEARN, C. W. 1980. Classification of the Paleozoic stromatoporoids. *Journal of Paleontology, 54* (5): 881-902.

ST. JEAN, J. 1986. Lower middle Devonian Stromatoporoidea from Empire Beach, Southern Ontario, Canada. *Journal of Paleontology, 60*(5): 1.029-1.055.

17

BRIOZOÁRIOS

Vladimir de Araújo Távora
Ignácio de Loiola Álvares Nogueira Neto

Introdução

Os filos Phoronida, Brachiopoda e Bryozoa (= Ectoprocta) são tradicionalmente considerados como lofoforados, porque possuem uma estrutura de alimentação conhecida como lofóforo, um anel de tentáculos ciliados. Apesar de a princípio aparentarem ter muito pouco em comum, eles mostram importantes similaridades embriológicas, anatômicas, fisiológicas, e mais recentemente moleculares (dados de sequência de DNAr 18S), que favorecem considerá-los com um grande grupo com um Bauplan (características ontogenéticas que definem a linhagem e o plano corporal trimérico resultante, com seu sistema celomático tripartido) lofoforado, que juntamente com o lofóforo, resulta em um clado único (Brusca & Brusca, 2007). Estas sinapomorfias começam a emergir como um conjunto de caracteres originados a partir de uma ancestralidade comum (Clarkson, 1986; Brusca & Brusca, 2007). Dos três filos, os foronidas são considerados os mais primitivos, porém permanecem especulativas as suas relações filogenéticas diretas com os briozoários, devido a ausência de fósseis de foronidas e filactolaemados (briozoários de água doce).

Os briozoários foram registrados primeiramente no século XVI, denominados de ectoproctos e incluídos no táxon Zoophyta, por serem parecidos com plantas. Depois de reconhecida a sua natureza animal e ser elevado a uma categoria superior a dos cnidários, foi elevado a filo com a denominação Bryozoa por Enrenberg e Polyzoa por Thompson, sendo também incluídos no grupo os entoproctos, quando a denominação Bryozoa passou a ser consagrada na literatura especializada. Entretanto, a natureza do plano corporal protostômia dos entoproctos, ao contrário do caráter trimérico dos ectoproctos e demais lofoforados, resultou na desvinculação entre Entoprocta e Ectoprocta (Brusca & Brusca, 2007). Em relação à prioridade do nome tem-se: Bryozoa Ehrenberg, 1831 e Ectoprocta Nitsche, 1870. Considerando que Bryozoa foi descrito primeiro, o correto é utilizar Bryozoa. Mesmo porque Ehrenberg (1831) incluiu apenas 1 espécies [*Zoobotryon verticillatum*] como sendo o tipo da "Classe". O nome Ectoprocta foi utilizado por Nitsche (1870) como sendo um grupo dentro dos briozoários (ele excluiu alguns Entoproctos, incluídos anos mais tarde em Bryozoa por Ehrenberg e outros autores). O único problema em relação á prioridade seria em relação à Polyzoa Thompson 1830, porém o trabalho inclui briozoários e os Brachiopoda. Os ingleses preferem adotar Polyzoa, entretanto. Assim, Bryozoa seria a forma mais correta (Vieira, comunicação verbal, 2008).

Os briozoários são animais invertebrados coloniais aquáticos e coloniais, superficialmente similares com os corais, mas com anatomia muito mais complexa, pois os indivíduos possuem **celoma** (cavidade corporal cheia de fluidos que circunda o canal alimentar, e que contém órgãos reprodutivos hermafrodíticos), onde se situa o intestino em forma de U, com boca e ânus (figura 17.1). São abundantes nos ambientes marinhos modernos desde batimetrias intermarés até abissais, sendo mais abundantes na plataforma continental, e também podem ser encontrados em ambientes transicionais (baías, lagunas e estuários) e dulciaquícolas. Algumas formas podem suportar valores extremos de variação de salinidade e temperatura, porém a maioria tende a viver em condições ambientais cujas variações destes parâmetros sejam muito pequenas ou nulas (Ryland, 1970; Domack, 1988; Taylor & Gordon, 2002). Do ponto de vista biogeográfico é cosmopolita, pois ocorre em todas as latitudes, sendo mais comuns nas águas rasas dos mares tropicais, devido a maior disponibilidade de carbonato de cálcio em zonas de temperaturas mais elevadas. Existem descritas cerca de 6 000 espécies viventes e 1 500 fósseis, sendo recentemente descrita uma espécie antártica, que forma colônias gelatinosas sobre pedaços flutuantes de gelo (Brusca & Brusca, 2007).

Os briozoários encontram-se agrupados em três classes: Phylactolaemata, Stenolaemata e Gymnolaemata. Apresentam extrema variabilidade na forma, existindo colônias similares a algas marinhas, outras lembram redes de filó, e incrustam rochas e conchas. Outras ainda são constituídas por uma superposição de camadas, tomando aspecto globular, nodular ou de massas irregulares. Algumas atingem diâmetro de até 15 cm (Bassler, 1953).

Estes organismos distribuem-se em todas as profundidades e latitudes no ambiente marinho, sendo porém mais comuns nas águas rasas dos mares tropicais. Habitam preferencialmente águas límpidas, e alimentam-se de micro-organismos planctônicos, tais como diatomáceas e radiolários. Ocorrem desde o Ordoviciano até os dias atuais, constituindo bons fósseis-guia, especialmente no Paleozoico (Clarkson, 1986).

Generalidades e Morfologia

São animais coloniais modulares denominados **zoários**, constituídos por indivíduos denominados **zooides**, que são polimórficos, devido a diferenciação das funções biológicas de cada grupo de elementos da colônia. As principais variedades zooidais são os zooides de alimentação e digestão (autozooides), de reprodução (gonozooides), defesa (aviculárias/vibraculárias) e fixação ao substrato (cenozooides). Os zooides com função específica de reprodução apresentam também morfologia modificada no zoécio, tomando aspecto de uma bolsa incubadora, recebendo a denominação específica de **gonozoécio** ou **ovicela**, respectivamente nos ciclostomados e queilostomados. Cada autozooide possui um lofóforo que consiste em um anel de tentáculos ciliados que circundam uma abertura bucal localizada na superfície frontal do esqueleto zooidal. A movimentação contínua dos tentáculos favorece a criação de uma corrente que dirige as partículas alimentares para a boca, principalmente elementos do fitoplâncton, caracterizando uma bem-sucedida estratégia alimentar suspensívora. As partes moles encerradas nos zooides são denominadas genericamente de **polipídio**, enquanto que os esqueletos protetores são denominados **zoécios** ou **cistídios**, que apresentam uma grande variabilidade morfológica na forma, tamanho e estruturas de ornamentação. A abertura do zoécio através do qual o lofóforo distende-se é chamado **orifício** ou **opésio**, que frequentemente possui uma cobertura protetora do polipídio em forma de aba, o **opérculo**. O exoesqueleto dos ectoproctos pode ser gelatinoso ou quitinoso, como em Phylactolaemata e Ctenostomata, ou calcificado, como nos Stenolaemata e Cheilostomata (figura 17.1).

Os briozoários de água doce – classe Phylactolaemata – não possuem um esqueleto calcário, e os marinhos estão distribuídos entre as classes Stenolaemata e Gymnolaemata. Os gimnolaemados são estudados basicamente através de suas estruturas morfológicas calcárias ou quitinosas superficiais. O estudo dos estenolaemados envolve principalmente observações das estruturas internas, por meio do exame de lâminas delgadas orientadas em algumas seções da colônia (longitudinal, transversal e tangencial), pois muitos *taxa* são similares na aparência externa. Esta característica é denominada de **homomorfia externa** (Boardman & Cheetham, 1987; McKinney, 1991).

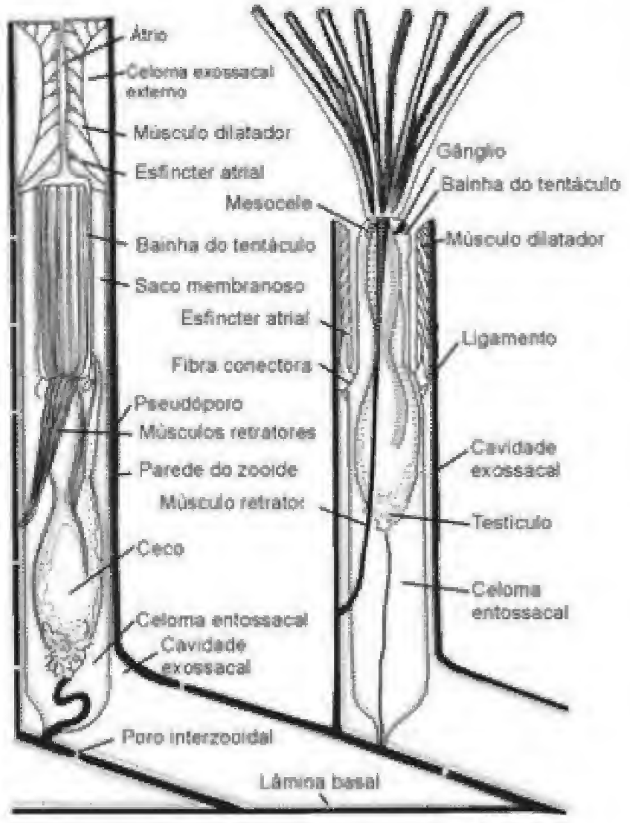


Figura 17.1 Morfologia básica de um briozoário (Brusca & Brusca, 2007).

A morfologia básica dos zooides dos estenolaemados e gimnolaemados calcificados apresenta características bem distintas. Nos estenolaemados, os zooides são geralmente muito alongados, orientados sob alto ângulo em relação à superfície da colônia. Apresentam simplicidade morfológica externa, e podem conter uma ou mais estruturas esqueletais internas complexas, tais como **diafragma** – plataformas calcárias retilíneas que atravessam o tubo zoecial, comuns em alguns trepostomados, ciclostomados e criptostomados; **cistifragma** – lâminas calcárias convexamente recurvadas arranjadas em séries verticais, que ocorrem na parede zoecial, sobre a porção acima do tubo, muito comuns em trepostomados; e **hemisseptos** (ou semidiafragmas) – plataformas calcárias que unem as porções próximas da abertura, em apenas um dos lados do tubo zoecial, frequentes em muitos criptostomados (figura 17.2A-B).

Ao contrário, os zooides dos gimnolaemados calcificados são curtos em relação à sua largura, possuem eixo de maior comprimento paralelo à superfície da colônia, e apresentam complexas estruturas externas, tais como perfurações, indentações profundas e espinhos verticais bordejando a abertura (Bassler, 1953; McKinney, 1991).

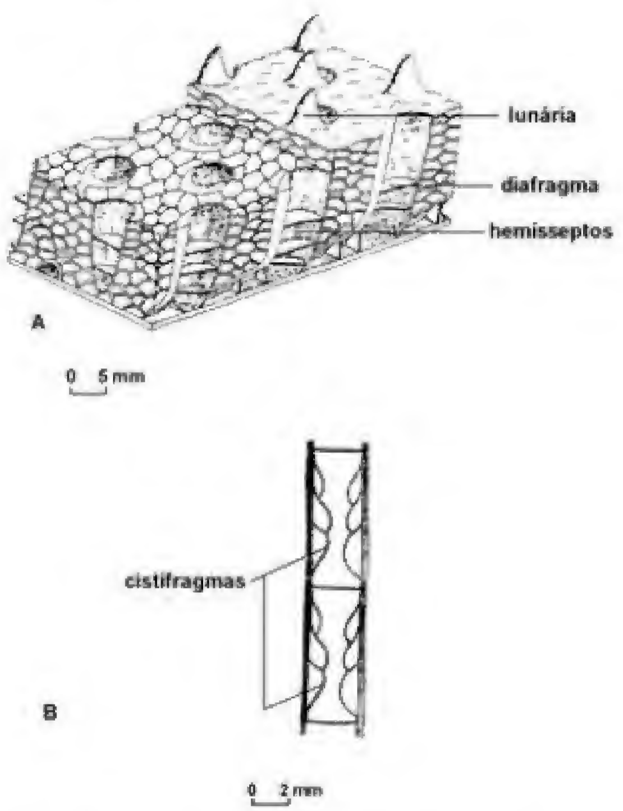


Figura 17.2 Algumas feições morfológicas de briozoários estenolaemados. (A) Reconstrução de um fistuliporáceo, mostrando a relação entre a vista externa e seção tangencial, longitudinal e transversal (Warner & Cuffey, 1973). (B) Corte longitudinal de um trepostomado, exibindo parte de um zoécio com cistifragmas (modificado de McKinney, 1991).

As colônias crescem principalmente por agregação de novos zooides e tecidos extrazooidais, por reprodução assexuada, a partir de um indivíduo primordial gerado sexuadamente (larva planctônica), que se fixa no substrato rígido e se modifica para um zooide inicial, chamado de **ancéstrula**. O padrão de crescimento, orientação e taxa de adição dos zooides é determinante para a forma da colônia (**zoário**), consideravelmente variada entre diferentes espécies, e até mesmo em uma única espécie. A forma e tamanho tanto dos zoários quanto dos zooides tem significado arquitetural e filogenético, diretamente relacionados com os parâmetros ambientais a que são submetidos. Os zoários crescem comumente em substratos rígidos como rochas e conchas, mas podem aderirem-se a substratos flexíveis, tais como plantas aquáticas. Do ponto de vista geral, as morfologias coloniais podem ser agrupadas com base em dois aspectos, o arranjo relativo entre os zooides (unisserial *versus* multisserial), e sua principal direção de crescimento (horizontal-incrustante e vertical-ereto). A combinação destes dois caracteres resulta em cinco padrões de crescimento básico: **ereto unisserial (ou bisserial), ereto multisserial, incrustante unisserial (ou bisserial), incrustante multisserial** e, **incrustante multisserial maciço** (McKinney & Jackson, 1989). As formas mais comuns de crescimento são cinturões incrustantes delgados ou maciços espalhados, nódulos multilamelares, arborescentes retos ou ramificados, redes ou malhas e pináculo. Além disso, os zoários também podem constituir frondes, assemelhando-se a algas marinhas, hastes ramificadas ou bifoliadas (Bassler, 1953; Brusca & Brusca, 2007;Taylor & Gordon, 2002).

A secreção de esqueletos calcários favorece seu registro fóssil desde os tempos ordovicianos, que acumularam-se na quase totalidade dos sedimentos marinhos depositados desde o Eopaleozoico. Dos elementos viventes desde o Paleozoico, apenas uma das cinco ordens ultrapassou o limite Permiano–Triássico, a Cyclostomata, vivente até os dias atuais. O mais importante grupo de briozoários marinhos, os queilostomados, também representa o ponto máximo de sua história filogenética, e têm sido utilizados em interpretações geológicas com eficácia, por guardarem informações valiosas sobre a evolução e ocupação dos nichos ecológicos marinhos ao longo do tempo, já que podem ser importantes elementos na estruturação das comunidades bentônicas, inclusive estenobiônticas (Smith, 1995; Taylor & Gordon, 2002). Algumas espécies paleozoicas e cenozoicas constituem bons fósseis-guia, por marcarem intervalos temporais específicos e cujos *data* de surgimento e/ou extinção também coincidirem com eventos geológicos ou biológicos globais.

Classificação

As espécies de briozoários são diferenciadas basicamente pelas características esqueletais dos zoários, tais como espessura, formas de crescimento básico, estruturas superficiais como espinhos e forma/tamanho dos poros. Em espécimens fragmentados, o arranjo dos zooides constitui um caráter importante juntamente com a forma do zoário (Smith, 1995).

O arranjo sistemático e as características diagnósticas aqui adotados seguem as propostas de Clarkson (1986), McKinney (1991), Ryland (1982) e Brusca & Brusca (2007).

- Filo Bryozoa (Ordoviciano–Recente)
  - Classe Phylactolaemata (?Cretáceo–Recente)
  - Classe Stenolaemata (Ordoviciano–Recente)
    - Ordem Cyclostomata (Ordoviciano–Recente)
    - Ordem Cystoporata (Ordoviciano–Permiano)
    - Ordem Cryptostomata (Ordoviciano–Permiano)
    - Ordem Trepostomata (Ordoviciano–Permiano)
  - Classe Gymnolaemata (Ordoviciano–Recente)
    - Ordem Ctenostomata (Ordoviciano–Recente)
    - Ordem Cheilostomata (Jurássico–Recente)

A. Classe Phylactolaemata
(?Cretáceo–Recente)

Briozoários quitinosos ou gelatinosos, exclusivos de água doce. Zooides interconectados por extensões metacélicas. Zoécios cilíndricos, grandes e monomórficos, com 100 ou mais tentáculos e lofóforo grande em forma de ferradura. Estatoblastos (denominação dada às estruturas larvais geradas assexuadamente dos briozoários de água doce) produzidos por brotulação, que se fixam ao substrato. Constituída por 12 gêneros.

B. Classe Stenolaemata
(Ordoviciano–Recente)

Briozoários exclusivamente marinhos, tubulares ou cônicos, constituídos por zoécios cilíndricos alongados, com paredes vertical e basal rigidamente calcificadas, geralmente sem opérculo, muito abundantes no registro fóssil. A extrusão dos tentáculos nas formas atuais, realiza-se por ação dos músculos que pressionam o fluido celomático na parte proximal, induzindo o deslocamento dos tentáculos da parte distal. Compreende cerca de 550 gêneros, arranjados em 20 famílias, e atualmente possui representantes de apenas uma única ordem, Cyclostomata.

Entre os briozoários fósseis, os estenolaemados são dominantes entre o Eoordoviciano e o Mesocretáceo. Abundantemente representados, são em muitos casos os constituintes principais de alguns folhelhos, argilitos e calcários paleozoicos. Durante o Cretáceo Superior sua predominância diminuiu bastante, porém ainda podem ser encontrados em grande número, em muitas comunidades marinhas (Boardman & Cheetham, 1987).

Ordem Cyclostomata
(Ordoviciano–Recente)

Zoários incrustantes ou eretos constituídos por zoécios tubulares, com aberturas circulares, separadas pelas paredes frontais pseudoporosas, ou aberturas poligonais contíguas. As paredes interzoeciais são geralmente atravessadas por poros murais. Comporta aproximadamente 250 gêneros.

No Brasil, segundo Barbosa (1967a) e Távora & Fernandes (1994), ocorrem os gêneros *Crisia* e *Lichenopora* na Formação Pirabas (Eomioceno) (figura 17.4I-K). Moutinho (2002) registrou na Formação Itaituba o gênero *Hederella*.

Existe uma proposta de renomeação desta ordem para Stenostomata, devido ao problema de tautonímia (uso da mesma denominação para organismos diferentes) com os cordados ciclostomados. No entanto, esta proposta não tem sido aceita pela comunidade científica (Ryland, 1982).

Ordem Cystoporata
(Ordoviciano–Permiano)

Similares aos ciclostomados, porém com regiões de cistifragmas recurvados que separam os zoécios. Opésios (abertura por onde saem os tentáculos) circundados por projeções do peristoma sobre o lado proximal do tubo zoecial, chamadas **lunárias**. Constituída por aproximadamente 50 gêneros.

Foram reconhecidos no Brasil por Derby (1894) e Katzer (1903) nos estratos devonianos e carboníferos da Bacia do Amazonas (formações Maecuru e Itaituba) os gêneros *Fistulipora*, *Cyclotrypa* e *Reptaria* (figura 17.3B). Beurlen (1954) também identificou fragmentos de colônias destes briozoários no Carbonífero da Bacia do Paraná.

Ordem Trepostomata
(Ordoviciano–Permiano)

São colônias maciças ou ramosas, formadas por autozoécios longos e tubulares, cujas paredes zoeciais são mais espessas distalmente. Opésios circulares ou poligonais; poros murais ausentes. Seu caráter mais diagnóstico, no entanto, é a presença de **montículos** (elevações com aspecto mamilonar) ou **máculas** (áreas planas ou depressões) na superfície do zoário, onde os opésios se unem ocasionalmente. Compreende cerca de 100 gêneros.

A ocorrência dos gêneros *Monticulipora* e *Stenopora* no Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba) foi citada por Derby (1894) e Barbosa (1965) (figura 17.3E-F).

Ordem Cryptostomata
(Ordoviciano–Permiano)

Zoários reticulados, bifoliados ou ramificados, por vezes cilíndricos. Zoécios tubulares curtos, parcialmente divididos por um hemissepto. Não possuem poros murais. Comportando aproximadamente 130 gêneros, sua feição morfológica mais distintiva é a forma da colônia, que possui aparência de rede ou filó, parafuso ou troncos cilíndricos.

Os gêneros pertencentes a esta ordem, assinalados no Brasil até o presente momento são *Polypora*, *Septopora*, *Rhombopora*, *Fenestella*, *Stictopora*, *Glauconome*, *Ptilodictia*, *Synocladia* e *Sphragiopora* que foram identificados por Barbosa (1961, 1965), Derby (1894) e Katzer (1903), nas formações Maecuru (Devoniano) e Itaituba (Carbonífero) da Bacia do Amazonas (figura 17.3A, C-D).

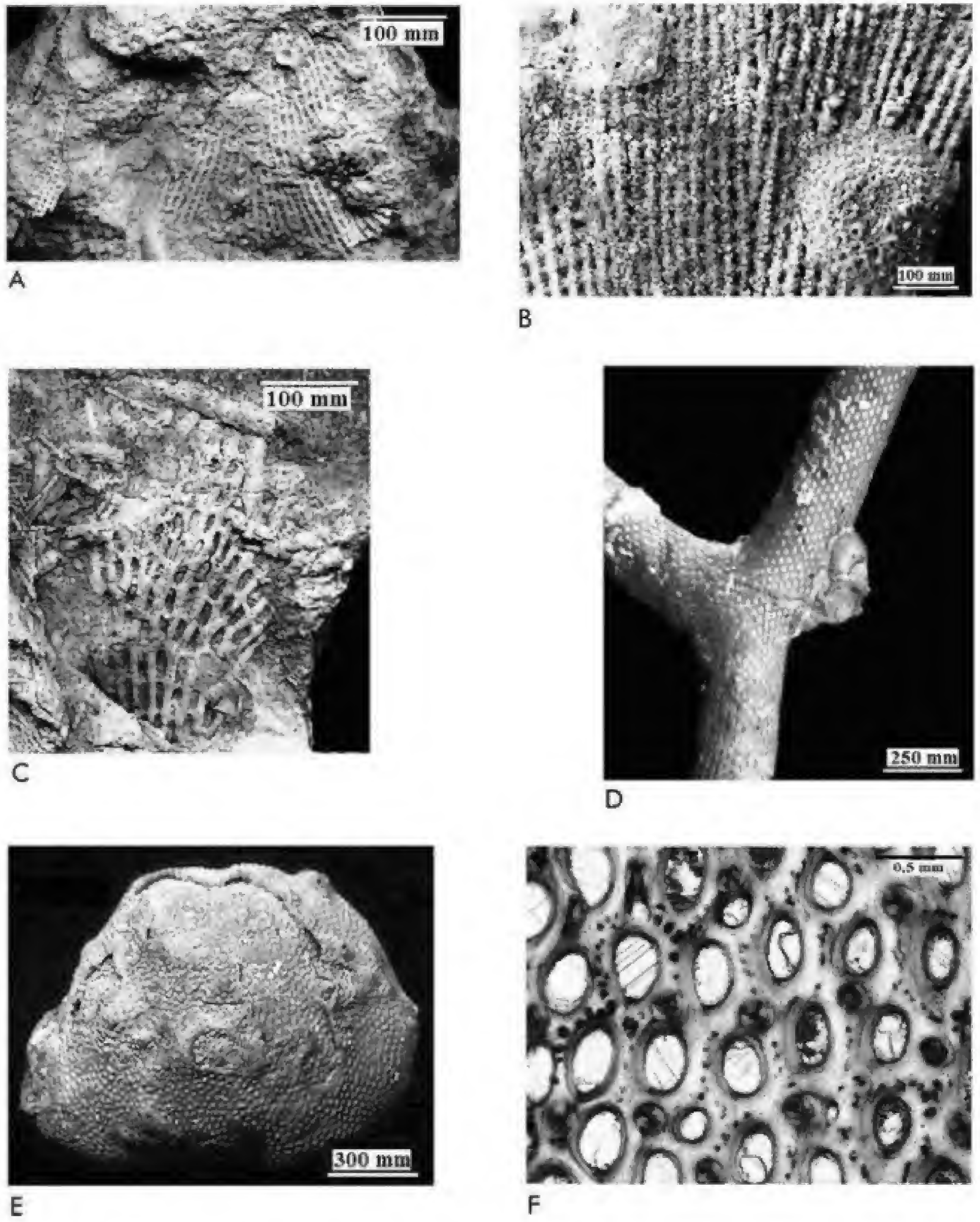


Figura 17.3 Ordem Cryptostomata e Cystoporata. (A) *Fenestella*. (B) *Fistulipora*. (C) *Polypora*. (D) *Rhombopora*; Ordem Trepostomata. (E) *Monticulipora*. (F) *Stenopora*. Fonte: www.lakeneosho.org e www.yale.Edu.

C. Classe Gymnolaemata
(Ordoviciano–Recente)

Maior e mais diverso grupo de briozoários, primordialmente marinhos, com alguns táxons mixohalinos e raros dulciaquícolas, com adaptações a todos os tipos de substrato e nível de energia do meio. Forma da colônia extremamente variada, mole ou calcificada, incrustante a ereta arborescente, com dimensões variando entre decimétricas a centimétricas. Zooides geralmente polimórficos, variavelmente modificados a partir da forma cilíndrica básica, e unidos por poros através dos quais cordões de tecidos passam e se ligam com cada **funículo** (cordão tubular de tecido que se estende da extremidade interna do trato digestivo curvo até a parede do corpo). Zoécios cilíndricos ou em forma de caixa, com paredes inteiramente orgânicas ou rigidamente calcificadas. O crescimento zoarial ocorre por adição de novos zooides que se arranjam em séries longitudinais, que constituem novos ramos. A classe é dividida em duas ordens, que incluem cerca de 800 gêneros. O domínio dos gimnolaemados sobre as outras duas classes começou no Cretáceo Superior, e assim permanece até os dias de hoje.

Ordem Ctenostomata
(Ordoviciano–Recente)

Colônias com morfologia zoarial variada, e esqueleto córneo, quitinoso ou gelatinoso, não calcificado. Zoécios eretos, parcialmente clavados, adnatos (contíguos) ou ocorrendo em cadeias isoladas. Sem opérculo, ovicelas e aviculárias, sendo com frequência animais perfuradores. Compreende formas marinhas, mixohalinas e dulciaquícolas. Seu registro fóssil limita-se a impressões e escavações rasas, que correspondem aos **estolões**-estruturas cilíndricas que se fixam ao substrato, e de onde partem os zoécios agrupados em pequenos ramos, cuja preservação é favorecida por serem parcialmente calcificados. Os ctenostomados estão arranjados em 14 famílias e 40 gêneros, e não se tem registro de sua ocorrência no Brasil até o momento, provavelmente pela dificuldade de seu reconhecimento em virtude da sua história preservacional.

Ordem Cheilostomata
(Jurássico–Recente)

Colônias muito variáveis em forma podendo ser rastejantes, incrustantes ou nodulares, ramificações regulares ou esparsas, rolos reticulados, leques pedunculados ou discos livres. Zoécios polimórficos, geralmente em forma de caixa, com paredes flexíveis ou rígidas, e abertura no lado frontal, fechada por um opérculo articulado por uma charneira. Embriões incubados em ovicelas.

Representam um notável grupo dentro do filo, por apresentarem grande diversificação tanto zoarial quanto zoecial. Esta ampla variabilidade ocorre pelo menos em parte devido ao caráter calcificado e operculado dos zooides, que retém identidades altamente destacadas na colônia, embora sejam integrados por um **sistema funicular** (filamentos de conexão) interzooidal, e pelo menos às vezes, integrados sob o ponto de vista comportamental através de um sistema de nervos interzooidais.

Os esqueletos calcários dos queilostomados facilmente são preservados, alterando-se muito pouco no processo de fossilização. Como resultado, tem-se uma grande abundância de indivíduos desta ordem, no registro fossilífero entre o Cretáceo Superior e o Pleistoceno. Em rochas do Jurássico Superior e Cretáceo Inferior, são pouco comuns e menos diversos (Boardman & Cheetham, 1987).

A evolução dos queilostomados se manifesta principalmente nos aspectos de recobrimento ou qualquer outra modificação da membrana frontal do zooide.

Na Formação Pirabas (Mioceno Inferior) foram registrados os gêneros *Biselenaria*, *Bugula*, *Catenicella*, *Cupuladria*, *Flustra*, *Lunulites*, *Margaretta*, *Metrahabdotos*, *Nellia* e *Steginoporella* por Barbosa (1957, 1959a,b, 1967a, 1971), Maury (1925), Távora & Fernandes (1994) e White (1887). O gênero *Conopeum* foi assinalado por Barbosa (1961) na Formação Jandaíra (Cretáceo da Bacia Potiguar) e por Barbosa (1967b) no Pleistoceno do Rio Grande do Sul (figura 17.4A-H).

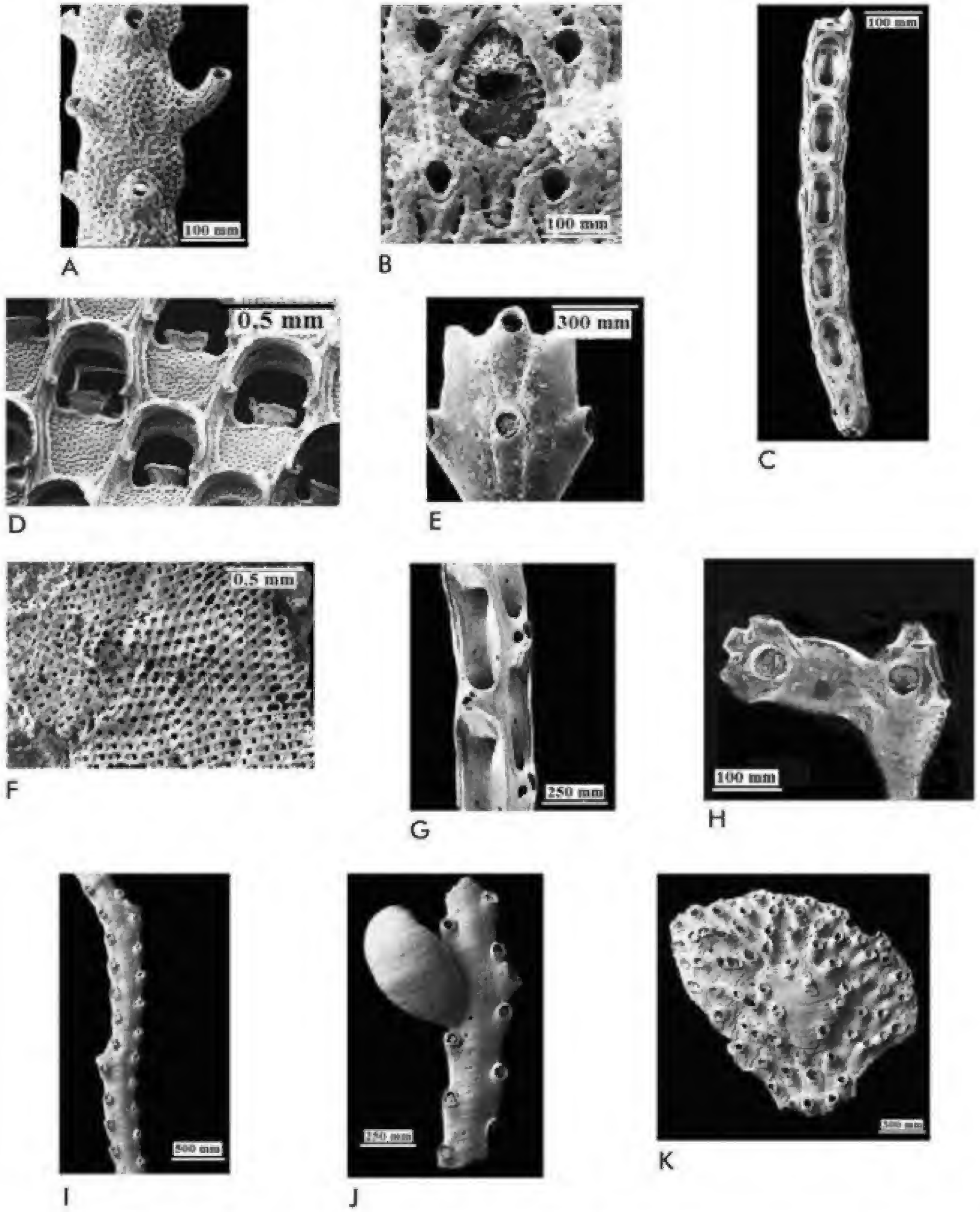


Figura 17.4 Ordem Cheilostomata. (A) *Margaretta*. (B) *Metrahabdotos*. (C) *Nellia*. (D) *Steginoporella*. (E) *Pasythea*. (F) *Steginoporella*. (G) *Vincularia*. (H) *Vittaticella*. Ordem Cyclostomata. (I) *Crisia*. (J) *Crisia* com gonozoécio. (K) *Tubulipora*. Fonte: www.nmita.com.

Distribuição Estratigráfica

Os briozoários estão representados em todos os períodos geológicos a partir do Ordoviciano. Sua história geológica apresenta grandes lacunas devido ao escasso registro fóssil das formas não calcificadas. A distribuição estratigráfica dos principais grupos pode ser observada na figura 17.7.

As formas mais antigas que se tem notícia correspondem a estenolaemados do Eoordoviciano, que já possuíam morfologias altamente variáveis (Bassler, 1953).

Logo após o seu surgimento, os briozoários experimentaram uma grande expansão evolutiva, com o estabelecimento das quatro ordens de Stenolaemata. Já no Paleozoico chegaram a ser muito diversificados e abundantes, mas hoje encontram-se representados apenas pela ordem Cyclostomata (Clarkson, 1986).

A provável origem dos gimnolaemados, representado somente por raros moldes de colônias de corpo mole, também ocorreu antes do final do Ordoviciano.

Os componentes mais comuns da briozoofauna do Eopaleozoico foram os Trepostomata, que após sua brusca evolução e alta representatividade numérica e específica no Ordoviciano, começaram a declinar gradualmente no período Siluriano. Os gêneros mais comuns de Trepostomata no registro fossilífero eopaleozoico são: *Hallopora*, *Batostomella* (Ordoviciano), *Mesotrypa* (Ordoviciano–Siluriano) e *Monticulipora* (Siluriano). Paulatinamente este grupo foi substituído pelos Cryptostomata, que, apesar de também terem surgido no Ordoviciano, se estabeleceram apenas no período seguinte (Clarkson, 1986).

A substituição dos Trepostomata pelos Cryptostomata se processou lentamente até o Neopaleozoico, quando a briozoofauna tornou-se constituída essencialmente por criptostomados. Mesmo com grande representatividade numérica e elevada diversidade específica, este grupo também se extinguiu no final do Permiano. Os *taxa* mais típicos desta ordem são *Hellopora*, *Nematopora*, *Archimedes*, *Phylloporina* e *Fenestella* (Clarkson, 1986).

Da passagem Permiano–Triássico até o Jurásico Inferior os briozoários são raros e pouco diversos, estando representados apenas pelos Cyclostomata. Ao encontrar pouca concorrência, foram dominantes no Mesozoico. Durante o Eocretáceo ocorreu a sua maior diversidade, período marcado como um dos apogeus na história do filo Bryozoa. Deste grupo os gêneros mais comuns no Mesozoico são *Diastopora*, *Pustulopora*, *Ceriopora* e *Idmondrea*; e no Terciário são típicos os gêneros *Crisia*, *Tubulipora*, *Hornera* e *Lichenopora* (Clarkson, 1986).

O declínio dos ciclostomados no final do Cretáceo e no Terciário, coincide com o surgimento e a rápida expansão dos Cheilostomata, o último e talvez o de maior êxito das ordens de briozoários, hoje os lofoforados mais abundantes do ambiente marinho. Os seus primeiros registros datam do Neojurássico e Eocretáceo, guardando similaridades com os ctenostomados mesojurássicos. Esta similaridade morfológica parece representar o ponto de partida da história evolutiva dos queilostomados, predominantes entre os briozoários desde o início do Terciário (Boardman & Cheetham, 1987; Clarkson, 1986).

O registro fóssil dos ctenostomados tem-se tornado melhor entendido através dos estudos realizados em indivíduos atuais. Contudo, a elucidação acerca de sua evolução permanece obscura, tendo em vista sua esporádica ocorrência como fósseis (Boardman & Cheetham, 1987).

A partir do Eocretáceo, os queilostomados apresentam um marcado polimorfismo nas aviculárias e vibraculárias, assim como conexões entre os zooides, que parecem expressar alto grau de integração colonial. Talvez isto implique em modificações na estrutura da colônia para alcançar máxima eficiência na produção e utilização de recursos tróficos, favorecendo assim, a origem e expansão de muitos gêneros (Clarkson, 1986). As formas mais frequentes do Cretáceo são *Onychocella*, *Coscinopleura* e *Lunulites*, enquanto no Terciário os gêneros mais característicos são *Nellia*, *Membranipora*, *Margaretta*, *Schizoporella*, *Cupuladria*, *Steginoporella* e *Metrarabdotos*.

Aplicações

Como as espécies de briozoários paleozoicos tendem a possuir ampla distribuição temporal, e aparecem apenas em fácies muito restritas, sua aplicação na bioestratigrafia é muito limitada. As associações de espécies com ampla distribuição geográfica em determinadas fácies, no entanto, são muito úteis para delimitar zonas de amplitude regionais, principalmente em depósitos carbonáticos de plataforma (Clarkson, 1986). Neste sentido, foram propostos zoneamentos bioestratigráficos para estratos ordovicianos, carboníferos e permianos, baseados na pequena amplitude vertical de algumas espécies de trepostomados, criptostomados e cistoporados, que constituem bons fósseis-guia, como, por exemplo, *Stictopora labyrinthica* do Neo-ordoviciano, e *Fenestella mimica*, típica do Neocarbonífero (Tasch, 1973; Théobald & Gama, 1969). Alguns briozoários do Cretáceo e Terciário, ciclostomados e queilostomados, parecem ter tido maior variabilidade no tempo, de maneira que conhecer suas distribuições com mais detalhes aumenta sobremaneira a sua utilidade estratigráfica (Clarkson, 1986). A espécie *Cupuladria canariensis*, por exemplo, tem auxiliado nos problemas de determinação do limite Oligoceno–Mioceno, pois jamais foi encontrada abaixo do Mioceno (Lagaaij, 1963). Considerando que no transcorrer do Cenozoico, a representatividade numérica e a diversidade específica dos queilostomados foi crescente, ao contrário dos ciclostomados que não alcançaram igual florescimento, a proporção entre estes dois grupos tem sido utilizada por alguns autores, para caracterizar épocas geológicas do Terciário (Théobald & Gama, 1969).

O grande potencial dos briozoários para estudos bioestratigráficos poderá ser explorado, à medida que se tenha conhecimentos detalhados sobre os ambientes onde ocorrem as diferentes espécies, bem como suas distribuições temporais.

Os briozoários fósseis ocorrem nas rochas sedimentares sob a forma de fragmentos de colônias. São mais abundantes em calcários, folhelhos carbonáticos e margas, sendo raros em dolomitos, folhelhos escuros e rochas clásticas.

As formas de briozoários do Paleozoico estão normalmente associadas com organismos bentônicos sésseis, tais como algas, corais solitários, braquiópodes articulados e equinodermas. Enquanto isso, os espécimens encontrados em estratos pós-paleozoicos estão comumente associados com moluscos, esponjas e octocorais (Clarkson, 1986).

Alguns autores reconheceram relações ecológicas do tipo comensalismo entre briozoários e moluscos. Também foi sugerido parasitismo de vermes serpulídeos e briozoários em fósseis cretácicos da Alemanha (Tasch, 1973).

São importantes constituintes em rochas e sedimentos recentes. Embora sejam encontrados em todas as profundidades, inclusive abissais, eles ocorrem principalmente em águas rasas, claras, agitadas e oxigenadas da plataforma continental, e em volta de recifes de corais. Em sedimentos antigos semelhantes, também encontra-se rica briozoofauna. O grupo é elemento construtor de recifes ou bioermas do Mesozoico e Cenozoico, onde apresentam clara zonação ecológica. Conforme aumenta a profundidade, observa-se decréscimo na diversidade específica e representatividade numérica dos briozoários (Clarkson, 1986).

Muitos gimnolaemados possuem ampla distribuição geográfica, tendendo a ser mais eurigeográficos do que outros grupos de invertebrados bentônicos. Algumas espécies marinhas de águas quentes, ocorrem de leste a oeste do globo, limitadas por faixas latitudinais. Este padrão é denominado de **distribuição circuntropical**, e provavelmente estabeleceuse durante o Terciário. Para a utilização deste critério em interpretações paleoambientais é necessário que os *taxa* tenham as suas áreas de dispersão bem conhecidas (Boardman & Cheetham, 1987).

Entre as colônias de gimnolaemados incrustantes pode haver competição por espaço, quando as mesmas são restritas a determinados substratos. Em colônias de uma mesma espécie, tal competição é evitada através de uma parada no crescimento em seus pontos de contato, ou então por meio de fusão das mesmas. Neste último caso, elas crescem como se fossem uma só entidade. No entanto, quando as espécies são diferentes, é comum uma colônia crescer sobre a outra, e este mecanismo é denominado de **rede competitiva**, no qual nenhuma espécie é capaz de excluir todas as outras (Boardman & Cheetham, 1987).

A interpretação da ecologia dos briozoários fósseis é dominantemente obtida a partir de estudos das espécies modernas. Para inferências paleoambientais/paleoecológicas os aspectos mais comumente observados e descritos são: presença ou ausência (composição taxonômica), forma e tamanho do zoário e zoécios, plasticidade e tipo de crescimento da colônia, bem como grau de calcificação e polimorfismo. A partir destes dados podem ser realizadas interpretações sobre os principais parâmetros ambientais tais como temperatura, profundidade, salinidade, taxa de sedimentação, nível de energia do meio, substrato e disponibilidade de nutrientes. Os queilostomados são utilizados para estudos em faunas cenozoicas, enquanto os ciclostomados são os elementos usados para as interpretações paleoambientais do Mesozoico. As inferências ambientais das formas paleozoicas, por estarem extintas, são realizadas mediante estudos morfocomparativos com os ciclostomados, grupo mais próximo filogeneticamente (Smith, 1995).

As formas incrustantes são de longe as mais adaptadas a condições diversas de estabilidade ambiental, sobrevivendo inclusive em linhas de costa. A sua rápida multiplicação deve-se ao fato de não necessitarem de mecanismos mais complexos para garantir sua sobrevivência e estabilidade, pois possuem ilimitado potencial de crescimento, interrompido apenas quando superfícies rígidas são indisponibilizadas. As lâminas incrustantes adicionam novos zooides ao longo das margens periféricas contínuas. Normalmente os novos zooides são adicionados na mesma proporção em toda a margem da colônia, resultando em espalhamentos radiais ou foliares, embora taxas de crescimento variáveis ou a presença de obstruções favoreçam a formação de colônias em forma de faixas.

O ambiente de vida desses organismos pode ser muito instável, como em linhas de costa onde a faixa de limite entre maré alta e maré baixa seja ampla, fazendo com que ao longo de um único dia eles experimentem variações de espessura de lâmina d'água e disponibilidade de nutrientes, além de estarem sujeitos a ação de ondas, e gradientes extremos de temperatura e salinidade, sendo também adaptados a exposição à radiação solar. A sua sobrevivência neste meio inóspito é possível devido a existência de um sistema hidrostático zoarial (hipostega) localizado entre o criptocisto e o ectocisto, evitando a dissecação do polipídio. A extrusão do líquido retido dentro da colônia para irrigar os zooides ocorre através da contração dos músculos parietais situados na parede zoecial frontal quando comprimidos com as suas margens.

Os métodos de interpretação paleoambiental a partir dos ectoproctos relacionam-se com relação entre aspectos morfológicos e os fatores ambientais com seus gradientes. Assim, tem-se:

A. Presença, Abundância e Diversidade

Talvez o aspecto mais simples seja determinar sua presença ou ausência, que requer apenas um conhecimento básico sobre o que seja um briozoário. A presença não define uma amplitude climática ou latitudinal específica, porém atesta sobre disponibilidade de carbonato de cálcio e consequentes caracterizações gerais sobre ambiente gerador de um determinado conjunto de estratos. A dominância, ao contrário, já pode indicar condições ambientais mais específicas. As interpretações a partir da abundância e diversidade específica conjugadas dizem respeito a caracterização de ambientes mais estressantes ou não, devido convergirem para uma mesma interpretação. Convém acrescentar que a abundância e distribuição dos briozoários é também regida pela disponibilidade de nurientes, sendo portanto frequentes e numerosos em ambientes eutróficos.

B. Temperatura e Morfologias Zoariais/Zooidais

A temperatura representa um fator abiótico que controla a taxa de calcificação e crescimento das colônias de briozoários, estando diretamente relacionada também com a disponibilidade de nutrientes.

As colônias crescem por proliferação de novos zooides e tecidos extrazooidais. A forma da colônia é determinada pela posição dos novos zooides em relação aos formados anteriormente, e sua forma, orientação e taxa de adição em cada parte da colônia. Os modelos de adição zooidal determinam a variação das morfologias das colônias, constituindo um contraste arquitetural e filogenético sobre a forma da colônia. Os zoários desenvolvem-se na direção que lhes for mais favorável, que garanta sua sobrevivência. Como estruturas modulares que são a mortalidade de parte da colônia não afetam o seu crescimento total (Smith, 1995).

As diferentes formas de crescimento zoariais tem significado adaptativo, por representar uma estratégia para reduzir o risco de mortalidade por implicações ecológicas.

Quanto à direção principal de crescimento, os briozoários podem ser classificados como horizontais-formas incrustantes ou verticais-formas eretas. Em colônias multisseriais os zooides expandem-se a partir dos preexistentes, tanto lateral quanto distalmente, formando uma superfície contínua de zooides ao invés de cadeias zooidais. Cerca de 50% de espécies de briozoários são multisseriais incrustantes, pois sua disposição em cadeias garante proteção comum contra abrasão física ou patologias. Dessa forma, mesmo sendo alta a probabilidade de que algum zooides ou grupos de zooides moram em um determinado momento, é também muito provável que outros grupos sobrevivam. O crescimento multisserial dá às colônias o seu significado para a sobrevivência dos zoários, o que se denomina estratégia confrontativa, já que todos os zooides integram-se de maneira a tornar a colônia mais resistente à intervenção de fatores físicos (fragmentação) ou biológicos (doenças) que possam ameaçar a sobrevivência de toda a colônia. A única desvantagem em relação às unisseriais é que sua disposição é bem maior, caso os fatores ambientais tenham maior amplitude a sua instabilidade.

Nos últimos 50 Ma está bem definido o aumento crescente na incidência de polimorfismo e, consequente, aumento na integração dos zooides. A fixação, aumento na espessura e união dos zooides depende da diferenciação específica de morfotipos zooidais. Por exemplo, a calcificação frontal dos zooides associados com o espessamento extrazooidal dos ramos em direção a base da colônia arborescente. O aumento da espessura dos zooides localizados nas extremidades destas formas eretas parece estar relacionado com a sua resistência em inclinarem-se durante sua ontogenia.

C. Salinidade

A maioria dos táxons é estenoalina, tendo poucas espécies que vivem em um amplo espectro de salinidade, portanto eurihalinas. Em ambientes com baixa salinidade, a diversidade específica, a taxa de crescimento e a calcificação dos esqueletos são reduzidas, assim como as estruturas de ornamentação tendem a ser mais simples e delicada. O padrão de salinidade pode também ser inferido através da sua variedade zoarial, e pelas razões esqueletos unisseriais (EU)/esqueletos multisseriais (EM) e formas incrustantes/eretas (I/E), que tendem a ser equilibradas ou altas em ambientes com salinidade normal. Como exemplos eurihalinos tem-se *Conopeum reticulum*, *Membranipora aciculata*, *Membranipora commensale* e *Bowerbankia gracilis*, encontrados em águas hipossalinas a hipersalinas. O gênero *Victorella* ocorre nos hábitats marinho, mixohalino e dulciaquícola.

D. Taxa de Sedimentação e Nível de Energia do Ambiente

A diversidade específica e a variedade de morfologias zoariais são elementos indicadores sobre a taxa de sedimentação e o nível de energia do ambiente. Como suspensívoros, os briozoários são muito vulneráveis à sedimentação e turbidez, que podem impedir a realização de suas funções vitais. Entretanto, a individualização de estruturas adaptativas como aviculárias e vibráculas, favoreceu a ocupação destes biótopos, ao contrário dos corais que possuem um zoneamento ecológico a partir da linha de costa. A qualificação do nível de energia do meio pode ser sugerida pela morfologia das formas de crescimento ereto, que possuem ramos robustos ou ramos delicados dotados de articulações, que são mais diversos que os incrustantes. Isto ocorre porque em momentos de aumento do nível de energia do ambiente, apesar das formas eretas serem as mais atingidas por sua maior susceptibilidade à fragmentação, elas reproduzem mais rápido e reocupam a sua área de ocorrência. Com isso, é mantido o equilíbrio da composição taxonômica nos diversos nichos ecológicos marinhos.

E. Substrato

Os briozoários são encontrados normalmente fixos a um substrato firme, pois é neste tipo de substrato que ocorre o assentamento das larvas geradoras das futuras colônias. A considerável variedade de morfologias zoariais sugere a existência de substratos com diferentes graus de estabilidade temporal (*sensu* Smith, 1995). As formas eretas unisseriais (por exemplo *Crisia*, *Nellia* e *Vitaticella*) e multisseriais (tais como *Pasythea* e *Idmidronea*) flexíveis articuladas tipificam substrato rígido temporário (*short-term-lived*), cujas colônias fixavam-se predominantemente em superfícies vivas, tais como algas, hidroides, carapaças com ermitões viventes, crustáceos ou moluscos. As colônias multisseriais fixas por meio de filamentos similares a raízes (por exemplo, *Cupuladria* e *Lunulites*), habitaram preferencialmente substratos arenosos ou rígidos moderadamente estáveis (*moderate-term-lived*), tais como conchas de outros organismos já mortos, blocos rochosos centimétricos ou ainda quaisquer obstáculo físico existente no substrato. Por fim, a morfologia zoarial unisserial de *Vincularia* e multisserial de *Metrarabdotos* e *Trigonopora*, ereta rígida com ramos robustos, caracteriza a existência de substrato rígido indefinidamente estável (*very-long-term-lived*), como blocos rochosos de dimensões métricas e os recifes (McKinney & Jackson, 1989; Smith, 1995). Em águas profundas onde o fundo é composto por sedimentos finos e incoesos, a fixação ao substrato e a consequente estabilidade se dá em tecas de foraminíferos, seixos ou diretamente ao substrato por meio de estruturas filamentosas (Clarkson, 1986; Ryland, 1970).

Um exemplo de interpretação paleoambiental e reconstituição paleobiológica a partir dos elementos briozoofaunísticos é o trabalho realizado com estas formas na Formação Pirabas, sumariada na figura 17.6.

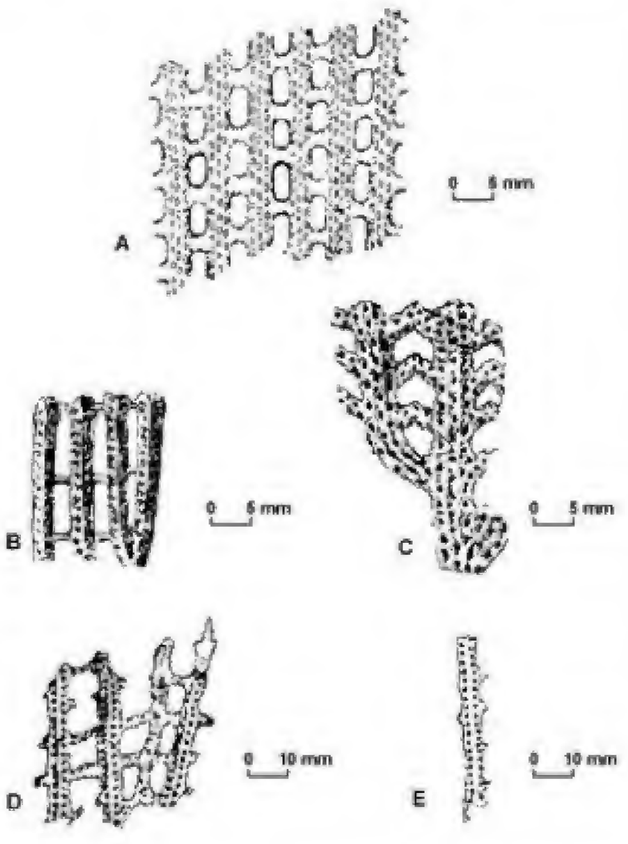


Figura 17.5 Alguns gêneros de criptostomados fósseis brasileiros. (A) *Polypora*. (B) *Fenestella*. (C) *Synocladia*. (D) *Septopora*. (E) *Septopora*.

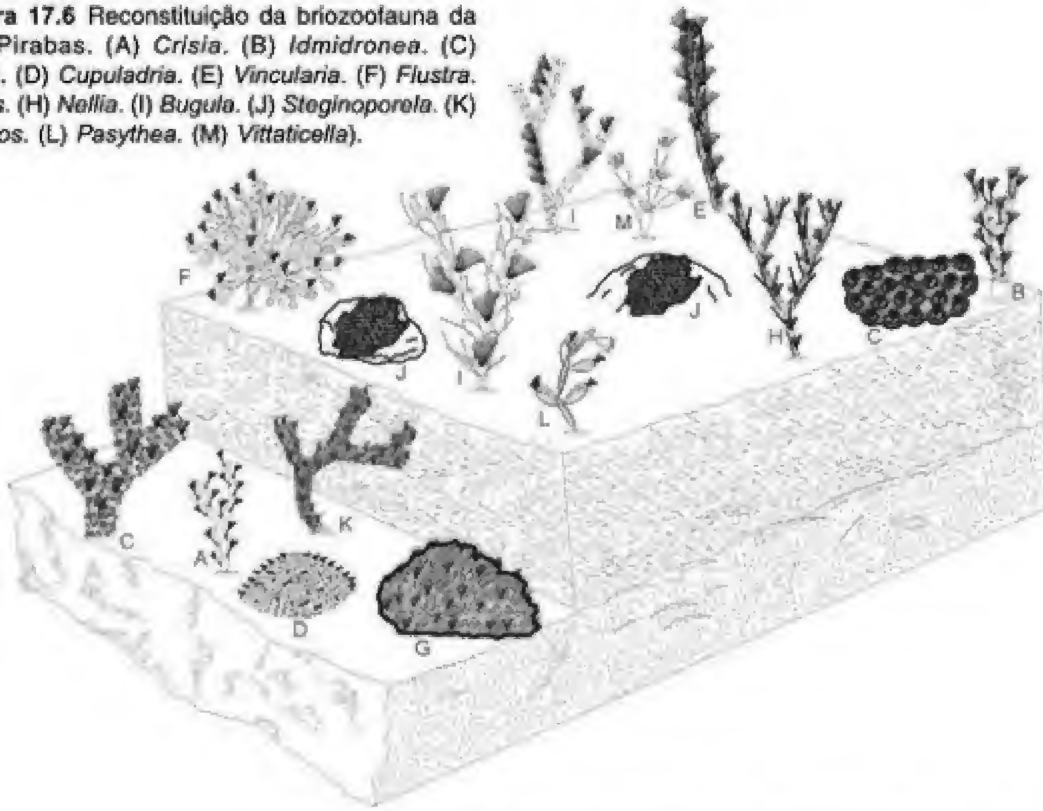
Os briozoários podem ser agrupados em três grandes conjuntos ecológicos no ambiente marinho: plataformais, recifais e batiais/abissais.

O grupo de águas rasas inclui os viventes nos ambientes transicionais e nerítico, sendo bem representativos entre 20 e 80 m, e mais numerosos e diversos em torno de 40 m (Clarkson, 1986; Ryland, 1970, McKinney & Jackson, 1989; Smith, 1995). Nos ambientes transicionais tendem a monoespecificidade e padrão de crescimento incrustante, além de possuírem vibraculárias/aviculárias para suportarem maiores taxas de sedimentação. Sempre associados com populações algálicas, a colonização dos ectoproctos está submetida à presença de substratos duros e o padrão de crescimento básico a partir do limite da maré baixa, varia de acordo com o padrão de correntes, a topografia do fundo, luminosidade e nível de energia. De uma maneira geral, as formas incrustantes ocorrem por todas as profundidades, enquanto as eretas tornam-se mais comuns com o aumento da batimeria. Muitas tentativas sobre estabelecer relações entre morfologia zoarial e profundidade não foram até o momento bem-sucedidas (Théobald & Gama, 1969), devido principalmente a extrema adaptação do grupo a inúmeros gradientes dos fatores ambientais bióticos e abióticos.

As formas recifais constituem um importante elemento deste ecossistema por serem fixadores do fluxo biogênico inconsolidado, advindo de todos os organismos de carapaça calcária e do sistema como um todo. Sendo responsáveis por esta fixação e também por ser um elemento bioconstrutor, os ectoproctos colaboram para o desenvolvimento do corpo rígido e lenticular. O seu papel nesta bioconstrução tem sido reconhecido desde os tempos paleozoicos, principalmente entre o Ordoviciano e o Siluriano, e depois de maneira marcante a partir do Cretáceo. Nos recifes modernos as colônias mais compactas e de paredes espessas ocorrem em zonas de maior turbulência da água, enquanto as formas reticuladas ou delicadas encontram-se em cavidades mais protegidas. Suas larvas assentam-se sobre algas coralíneas ou material esquelético de animais já mortos (Clarkson, 1986).

A associação de ectoproctos batiais/abissais não possui representantes fósseis em tempos pré-terciários, sugerindo que a ocupação deste nicho é relativamente nova. Para isso o grupo desenvolveu um grande filamento similar a uma raiz, para fixação em substratos moles, aumentou o tamanho dos tentáculos e a forma de obtenção do alimento, que do suspensívoro característico, passou a filtrar os detritos em suspensão sobre o fundo. Os gêneros mais comuns são *Levinsenella* e *Himantozoum* viventes em cotas batimétricas entre 500 e 1 000 m (Clarkson, 1986; Ryland, 1970).

Figura 17.6 Reconstituição da briozoofauna da Formação Pirabas. (A) *Crisia*. (B) *Idmidronea*. (C) *Lichenopora*. (D) *Cupuladria*. (E) *Vincularia*. (F) *Flustra*. (G) *Lunulites*. (H) *Nellia*. (I) *Bugula*. (J) *Steginoporela*. (K) *Metrarabdotos*. (L) *Pasythea*. (M) *Vittaticella*).



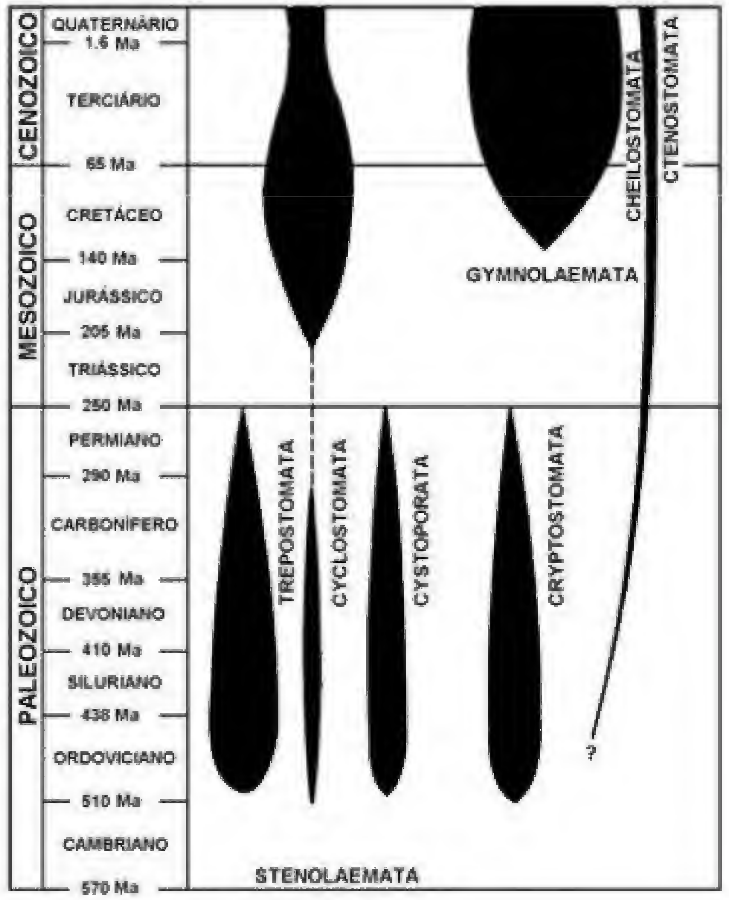


Figura 17.7 Distribuição estratigráfica dos principais grupos de briozoários (modificado de Brood, 1983).

Referências

BARBOSA, M. M. 1957. Redescrição do exemplar-tipo de *Lunulites pileolus* White, 1887. *Boletim do Museu Nacional*, n.s., Geologia, Rio de Janeiro, *24*, 6 p.

BARBOSA, M. M. 1959a. Descrição de um novo briozoário da Formação Pirabas. *Boletim do Museu Nacional*, n.s., Geologia, Rio de Janeiro, *29*, 7 p.

BARBOSA, M. M. 1959b. *Steginoporella pirabensis*, n. sp. de briozoário da Formação Pirabas, Estado do Pará. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, *31*(1): 109-111.

BARBOSA, M. M. 1961. Duas novas ocorrências de briozoários fósseis no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *33*(2):161-164.

BARBOSA, M. M. 1965. Briozoários do Carbonífero do Estado do Pará-Brasil, I. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. s., Geologia, Belém, *12*, 5 p.

BARBOSA, M. M. 1967a. Briozoários fósseis da Bacia Amazônica I. *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BIOTA AMAZÔNICA, 1. *Atas*. Belém, 1967, v.1 (Geociências), p. 75-82.

BARBOSA, M. M. 1967b. *Conopeum commensale* K.M., em depósito de maré na Praia de Albardão, Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul (Bryozoa-Pleistoceno). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *39*(2): 279-283.

BARBOSA, M. M. 1971. *Cupuladria canariensis* (Busk) no Brasil. *Boletim do Museu Nacional*, n.s., Geologia, Rio de Janeiro, *35*, 6 p.

BASSLER, R. S. 1953. Bryozoa. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, The University of Kansas Press and Geological Society of America, Part G, 253 p.

BEURLEN, K. 1954. Algumas observações sobre a associação faunística nas camadas Terezina (Série Passa Dois) do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense*, n.s., Geologia, Curitiba, *1*, 20 p.

BOARDMAN, R. S. & CHEETHAM, A. H. 1987. Phyllum Bryozoa. *In:* BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & HOWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates*, London, Blackwell Scientific Publications, p. 497-549.

BROOD, K. 1983. Bryozoa. *In:* HAQ, B. U. & BOERSMA, A. (eds.). *Introduction to Marine Micropaleontology*, New York, Elsevier Science Publishers, p. 196.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 2007. Lofoforados. *In*: BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. Invertebrados. Rio de Janeiro, Editora Guanabara Koogan S.A., 2ª edição, p. 805-826.

CLARKSON, E. N. K. 1986. *Paleontología de Invertebrados y Su Evolución*. Madrid, Editora Paraninfo S.A., p. 114-124.

DERBY, O. A. 1894. The Amazonian Upper Carboniferous Fauna. *Journal of Geology*, *2*(5): 480-501.

DOMACK, E. W. 1988. Biogenic fácies in the Antartic glacimarine environment, basis for a polar glacimarine summary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, *63*: 357-372.

KATZER, F. 1903. Geologia do Estado do Pará. *Museu Paraense Emílio Goeldi*, Belém, *9*, 288 p.

LAGAAIJ, R. 1963. *Cupuladria canariensis* (Busk): portrait of a Bryozoan. *Palaeontology*, *6*: 172-217.

MAURY, C. J. 1925. *Fósseis terciários do Brasil com descrição de novas formas cretáceas*. Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Rio de Janeiro, *4*, 665 p.

McKINNEY, F. K. 1991. *Exercises in Invertebrate Paleontology*. Oxford, Blackwell Scientific Publications Ltd., p. 169-177.

McKINNEY, F. K. & JACKSON, J. B. C. 1989. *Bryozoan Evolution*. The University of Chicago Press, Chicago, 1ª edição, 238 p.

MOUTINHO, L. P. 2002. *Estudo da fauna de invertebrados em afloramentos da região do Tapajós, Formação Itaituba-Pensilvaniano da Bacia do Amazonas*. Porto Alegre. Dissertação de Mestrado em Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 155 p.

RYLAND, J. S. 1970. *Bryozoans*. London, Hutchinson University Library, 175 p.

RYLAND, J. S. 1982. Bryozoa. *In:* PARKER, S. P. (ed.). *Synopsis and Classification of Living Organisms*. New York, McGraw-Hill Book Company, p. 743-769.

SMITH, A. M. 1995. Palaeoenvironmental interpretation using bryozoans: a review. *Geological Society of London, Special Publication*, *83*: 231-243.

TASCH, P. 1973. *Paleobiology of the Invertebrates, Data Retrieval from the Fossil Record*. New York, John Wiley & Sons, Inc., p. 211-250.

TÁVORA, V. A. & FERNANDES, J. M. G. 1994. Uma fáunula de briozoários da Formação Pirabas (Mioceno Inferior) – Estado do Pará. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Leopoldo, *17*(39/1): 145-156.

TAYLOR, P. D. & GORDON, D. P. 2002. Alcide d'Orbigny's work on recent and fossil bryozoan. *Compte Rendu Palévol, 1*: 533-547.

THÉOBALD, N. & GAMA, A. 1969. *Paléontologie, Éléments de Paléobiologie*. Paris, Éditions Doin, p. 156-160.

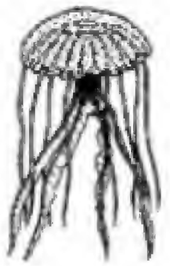
WARNER, D. J. & CUFFEY, R. J. 1973. Fistuliporacean Bryozoans of the Wreford Megacyclothem (Lower Permian) of Kansas. *The University of Kansas, Paleontological Contributions*, Kansas, Paper, *65*, 24 p.

WHITE, C. 1887. *Contribuições à Paleontologia do Brasil*. Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 7, 273 p.

18

CNIDÁRIOS

Antonio Carlos Sequeira Fernandes



Os cnidários representam os metazoários verdadeiros mais simples que se conhecem no mundo animal, correspondendo a um nível organizacional mais completo que o das esponjas. Como exemplos recentes de seus representantes incluem-se as águas-vivas e as anêmonas, cujos corpos não contêm partes mineralizadas, e os corais formadores de estruturas recifais, os quais secretam um esqueleto calcário.

Formalmente, os cnidários eram anteriormente agrupados junto com os ctenóforos dentro do filo Coelenterata, mas atualmente são considerados como grupos separados. Os ctenóforos (figura 18.1A) compreendem organismos exclusivamente marinhos, gelatinosos, livre-natantes, de forma globular ou alongada e portadores de fileiras de "ctenos" dispostos longitudinalmente, que auxiliam no deslocamento ou natação do animal; além disso possuem longos tentáculos destinados à captura de alimento. A ausência de esqueleto mineralizado seria a razão pela qual os ctenóforos são raríssimos como fósseis, embora seu registro mais antigo seja do Cambriano da China.

Os cnidários são organismos exclusivamente aquáticos e predominantemente marinhos, representados por formas sésseis (denominadas **pólipos**) e livre-natantes (denominadas **medusas**). Os pólipos podem ocorrer isolados (solitários) ou agregados (coloniais), sempre fixos ao substrato por sua base e com uma abertura, a boca, disposta na sua porção superior (figura 18.1B). As formas medusoides, por outro lado, assemelham-se ao formato de um guarda-chuva, com os tentáculos dispostos ao longo de sua margem. A boca, posicionada em sua parte inferior, pode apresentar longos prolongamentos conhecidos como **braços orais** (figura 18.1C). Parte dos cnidários, como os corais, existem somente como pólipos, embora a outra parte seja polimórfica, possuindo ciclos vitais envolvendo alternância de gerações polipoides e medusoides.

Com ampla distribuição geográfica, os cnidários marinhos são comuns nas águas quentes e rasas dos oceanos; entretanto, muitas espécies são encontradas em regiões com profundidades que chegam a 6 000 m, e com temperaturas tão baixas quanto 1°C.

Os representantes mais antigos do grupo, principalmente medusoides, datam do Pré-Cambriano Superior (Ediacariano). Outras formas medusoides também são registradas no Fanerozoico mas, por serem desprovidas de esqueleto, são raras como fósseis, ocorrendo sempre como moldes ou impressões em rochas sedimentares de granulação fina. Cnidários portadores de esqueleto calcário, por outro lado, constituem-se nos seus fósseis mais importantes, sendo comuns nas rochas sedimentares do Ordoviciano ao Holoceno.

Morfologia

A estrutura do corpo dos cnidários é relativamente simples com as células organizadas em duas camadas, a **ectoderme** e a **endoderme** (ou **gastroderme**), sendo por isto considerados organismos **diploblásticos**. Não existe cavidade entre elas, apenas uma camada gelatinosa conhecida como **mesogleia**, muito reduzida nos pólipos e mais desenvolvida nas medusas, por vezes invadida por células provenientes das duas camadas citadas (figura 18.1D).

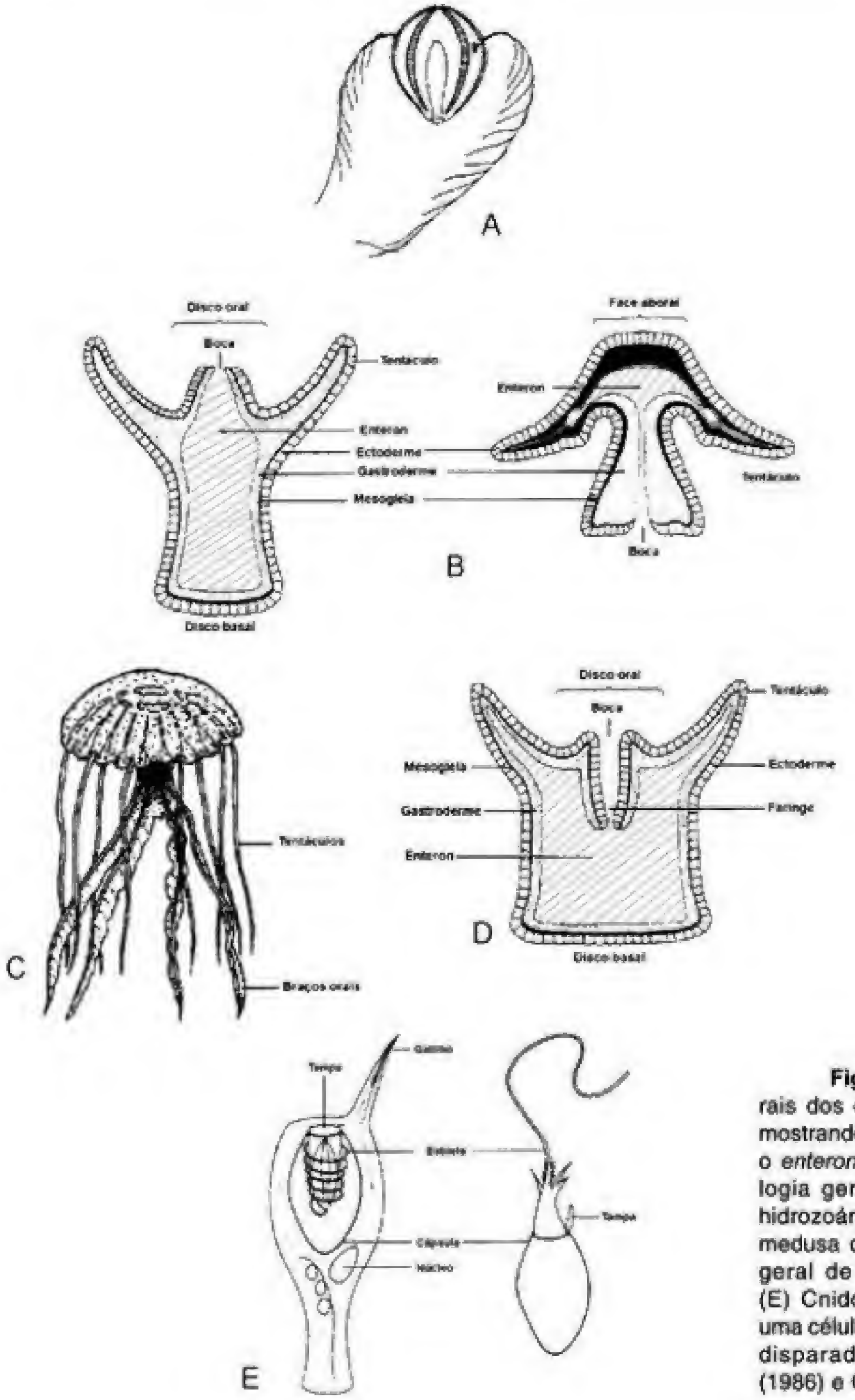


Figura 18.1 Características gerais dos celenterados: (A) Ctenóforo mostrando quatro das placas ciliadas, o *enteron* e os tentáculos. (B) Morfologia geral de pólipo e medusa de hidrozoários. (C) Vista geral de uma medusa de cifozoário. (D) Morfologia geral de um pólipo de antozoário. (E) Cnidócitos de *Hydra* mostrando uma célula intacta e outra após ter sido disparada. Adaptado de Clarkson (1986) e Oliver Jr. & Coates (1987).

As paredes do corpo dos cnidários englobam uma cavidade gastrovascular ou *celenteron*, que pode se apresentar dividida por partições radiais denominadas **mesentérios**, que auxiliam na digestão e absorção do alimento, já que a função primordial da endoderme é a digestão, além de geralmente ser origem das células sexuais. A boca é utilizada tanto para a entrada do alimento como para a eliminação das larvas e dos produtos não digeridos. Ao seu redor dispõe-se uma coroa de tentáculos contráteis e retráteis que capturam o alimento e o levam até a boca. Caracteristicamente, os cnidários possuem células especializadas urticantes (denominadas cnidócitos) distribuídas em todo o corpo.

É justamente a existência destas células, presentes em todos os seus representantes, uma das principais características dos cnidários, e a razão da designação do filo. Os cnidócitos são células que, em alguns casos, podem atingir grandes dimensões. Possuem uma organela complexa (as cnidas, sendo o tipo denominado nematocisto mais comum e presente em todos os cnidários) formada por uma cápsula que apresenta um filamento e, quase sempre, toxinas urticantes em seu interior. As cnidas podem reagir a estímulos mecânicos ou químicos e liberar seus nematocistos. Os filamentos são disparados (evertidos), penetrando no tecido de agressores ou presas e injetando a toxina, podendo levar à sua paralisação ou morte. Normalmente, os tentáculos contêm um grande número dessas células que disparam em conjunto, e o organismo atingido é capturado pelos tentáculos e levado até a boca, onde então é ingerido.

Ao contrário dos metazoários mais evoluídos, os cnidários são desprovidos dos sistemas circulatório, excretor e respiratório, e mesmo seu sistema nervoso é formado por uma rede difusa de células dispostas na mesogleia. Outra característica do grupo é o seu plano de simetria radial, com as partes do corpo dispostas repetidamente em torno da boca, apesar de algumas formas apresentarem simetria bilateral.

Uma boa parte dos cnidários, como certos hidrozoários, medusas e anêmonas-do-mar, não possui estruturas endurecidas destinadas à sustentação do corpo, mas muitos pólipos desenvolveram exoesqueletos quitinosos, córneos ou mesmo calcários. Algumas formas contêm também estruturas calcárias isoladas ou interligadas, denominadas escleritos.

A reprodução tanto pode ser assexuada como sexuada. Em muitos cnidários, pólipos e medusas alternam-se em estágios reprodutivos que, em conjunto, constituem a **alternância de gerações**. As medusas normalmente produzem os gametas enquanto os pólipos reproduzem-se assexuadamente. No segundo caso os cnidários podem apresentar os órgãos reprodutivos em um mesmo organismo ou em indivíduos diferentes. A fusão dos gametas origina uma larva designada como **plânula**, característica do filo, de forma alongada e portadora de cílios. Após permanecer algum tempo como parte integrante do plâncton (de poucas horas a semanas), a plânula fixa-se a um substrato e desenvolve-se em um pólipo ou, mais raramente, diretamente uma medusa. A alternância de gerações, básica na maioria dos representantes da classe Hydrozoa, encontra-se modificada ou mesmo ausente nos representantes das outras classes. Entre os cifozoários, por exemplo, a fase dominante é a medusoide, enquanto que entre os antozoários, a fase medusoide é inexistente e os pólipos são os responsáveis pela reprodução sexuada. A figura 18.2 apresenta uma síntese dos ciclos reprodutivos das três mais conhecidas classes de cnidários.

Classificação

Muitos autores têm proposto diferentes classificações para os cnidários, sendo uma das mais recentes a revisão elaborada por Daly *et alii* (2007) com base em modelos filogenéticos. Neste capítulo procurou-se enfatizar as classes de maior aceitação na literatura e de registro fossilífero reconhecido, Protomedusae, Hydroconozoa, Hydrozoa, Scyphozoa e Anthozoa, bem como de seus principais representantes. Alguns organismos como as protomedusas e os conulariídeos, por sua vez, têm seu posicionamento no filo considerado duvidoso por alguns autores. A classificação adotada é apresentada com suas respectivas distribuições estratigráficas e, em seguida, as características de cada uma das classes e de seus principais representantes no registro fossilífero (Clarckson, 1986; Prothero, 2004).

Classe Protomedusae (possibilidade de não pertencer aos cnidários) (Pré-Cambriano sup.(?)–Cambriano–Ordoviciano).

Classe Hydroconozoa (Cambriano Inferior).

Classe Hydrozoa (Pré-Cambriano–Holoceno).
- Ordem Trachylinida (Pré-Cambriano(?)–Recente).
- Ordem Hydroida (Pré-Cambriano–Recente).

Ordem Milleporina (Cretáceo–Recente).
Ordem Stylasterina (Cretáceo–Recente).
Ordem Spongiomorphida (Triássico–Jurássico).
Ordem Siphonophorida (Ordoviciano–Recente).

Classe Scyphozoa (Pré-Cambriano–Recente).
Grupo Scyphomedusae (Pré-Cambriano, Jurássico–Recente).
Ordem Conchopeltida (Pré-Cambriano–Ordoviciano).
Ordem Conulariida (possibilidade de não pertencer aos cnidários) (Cambriano–Triássico).
Subclasse Corumbellata (Pré-Cambriano).
Ordem Corumbellida (Pré-Cambriano).

Classe Anthozoa (Pré-Cambriano–Recente).
Subclasse Cerianpatharia (Mioceno–Recente).

Subclasse Octocorallia (Pré-Cambriano–Recente).

Subclasse Zoantharia (Cambriano(?), Ordoviciano–Recente).

Ordens Zoanthiniaria, Corallimorpharia e Actiniaria (Cambriano(?), Recente).

Ordem Cothoniida (Cambriano Médio).

Ordem Tabulata (Ordoviciano Inferior–Permiano).

Ordem Heliolitida (Ordoviciano Médio–Devoniano).

Ordem Rugosa (Ordoviciano Médio–Permiano).

Ordem Heterocorallia (Devoniano Superior–Carbonífero inferior).

Ordem Scleractinia (Triássico Médio–Recente).

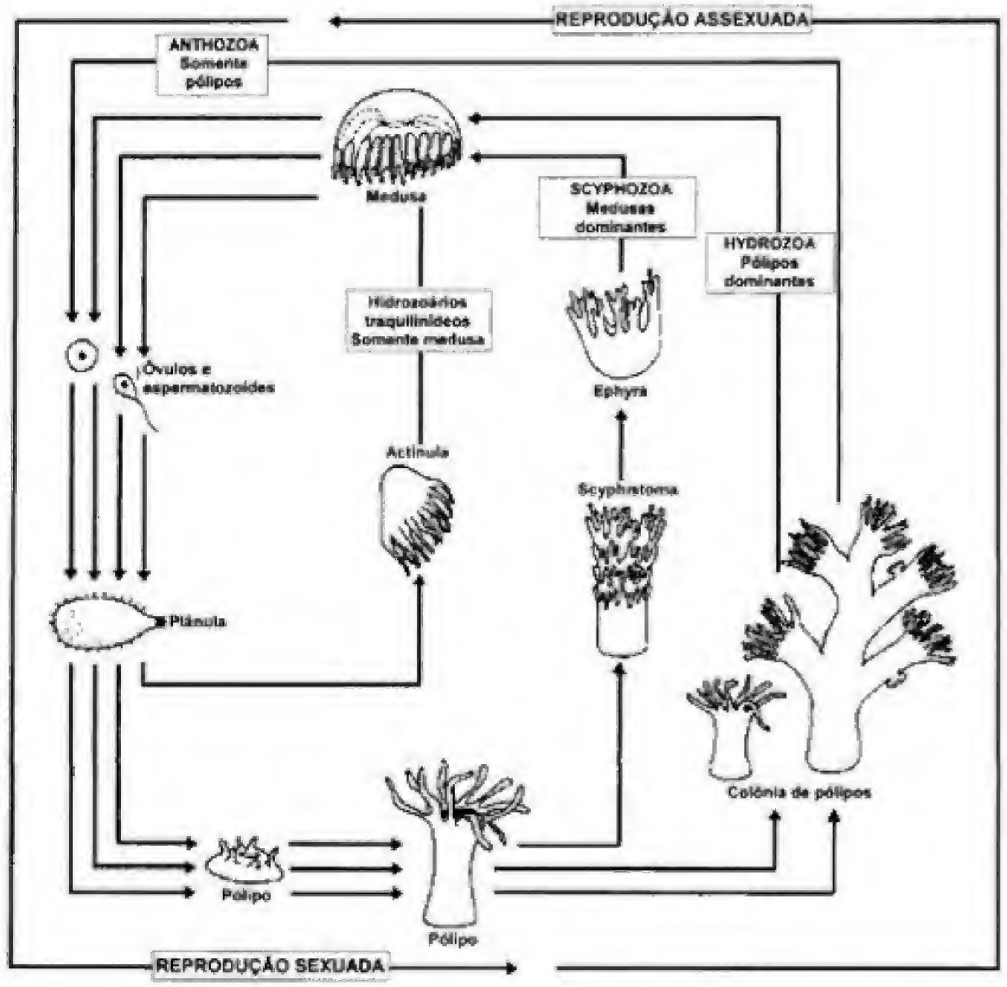


Figura 18.2 Ciclos de vida das três classes de cnidários. Adaptado de Oliver Jr. & Coates (1987).

A. Classe Protomedusae
(Pré-Cambriano Superior–Ordoviciano)

Criada inicialmente para englobar alguns moldes de forma estrelada que contêm cerca de 10 lobos radiais, classificados dentro do gênero *Brooksella* e interpretados como fósseis corporais de medusas (figura 18.3A), esta classe tem sido motivo de controvérsias. Desde o seu estabelecimento, muitas outras interpretações foram adotadas para os seus representantes. Alguns autores os consideraram como icnofósseis resultantes da atividade de alimentação de metazoários, provavelmente anelídeos. Outros, como estruturas de origem inorgânica, talvez como resultado da agregação fortuita de pelotas de argila em sedimentos arenosos. De qualquer modo, nota-se a dificuldade cada vez maior de interpretação dos representantes desta classe, sendo a de origem inorgânica a explicação mais plausível (Crimes, 1996).

B. Classe Hydroconozoa
(Cambriano Inferior)

Esta classe compreende um grupo de organismos pequenos, solitários e fixos, dotados de esqueletos externos. As formas descritas apresentam características de difícil interpretação, embora alguns representantes apresentem septos e canais possivelmente semelhantes às características conhecidas nos cifozoários e nos corais rugosos. Entretanto, não há uma evidência convincente de que esses organismos sejam cnidários.

C. Classe Hydrozoa
(Pré-Cambriano Superior–Recente)

Seus representantes caracterizam-se pela reprodução com alternância de gerações em que o estágio pólipo é dominante. Na maioria dos hidrozoários a formação das medusas dá-se por reprodução assexuada, sendo nelas o desenvolvimento da etapa sexuada com a eliminação dos gametas. A plânula desenvolve-se em um pólipo que por sua vez origina outros por simples divisão ou brotulação, os quais se constituirão em formas isoladas ou coloniais. Nas colônias, alguns indivíduos podem ter funções especializadas como reprodução, alimentação ou mesmo defesa. Várias formas coloniais podem apresentar uma estrutura exoesquelética quitinosa, enquanto outras desenvolvem esqueletos calcários maciços. Os hidrozoários são encontrados tanto em águas doces como em ambientes marinhos, predominando nestes últimos. Como a maioria de seus representantes não possuem esqueleto, ou quando presente este tem uma natureza quitinosa, os hidrozoários apresentam um registro fossilífero pobre. Encontram-se distribuídos em seis ordens: Hydroida, Trachylinida, Siphonophorida, Spongiomorphida, Milleporina e Stylasterina.

Os **hidroides** (Hydroida) caracterizam-se por serem medusas planctônicas e colônias sésseis polipoides, estas últimas com um esqueleto externo quitinoso. Seus melhores registros fossilíferos datam do Ordoviciano, e muitos tubos calcários de anelídeos serpulídeos encontrados em camadas que se distribuem do Jurássico Médio ao Plioceno encontram-se infestadas externamente de prováveis hidroides. Os **traquilinídeos** (Trachylinida) ocorrem somente sob a forma de medusas, e seus fósseis são conhecidos apenas por moldes. Formas medusoides como *Ediacaria* do Ediacariano (Pré-Cambriano Superior) são atribuídas a esta ordem. Os **sifonofóridos** (Siphonophorida) estão representados por colônias flutuantes grandes e complexas, sem partes duras, onde ocorrem algumas especializações entre os membros da colônia. Seu registro fossilífero, embora pobre, parece ocorrer desde o Ordoviciano.

Os hidrozoários de maior importância paleontológica são os portadores de esqueleto calcário, representantes das ordens Spongiomorphida, Milleporina e Stylasterina, com os das duas últimas ordens assemelhando-se superficialmente aos corais e podendo ser particularmente importantes nos ambientes recifais modernos. Os **espongiomorfídeos**, extintos (conhecidos somente do Triássico ao Jurássico), formavam colônias maciças portadoras de pilares unidos por barras horizontais, além de estruturas que assemelham-se às astrorrizas dos estromatoporoides (grupo que por algum tempo chegou a ser tratado como uma ordem de hidrozoários). Os **mileporinos** (figura 18.3B) formam estruturas calcárias de formas variadas, em cujas superfícies podem ser observados dois tipos de orifícios, onde habitam zooides com funções diferentes. Nos orifícios maiores, **gastroporos**, habitam os gastrozooides, e nos orifícios menores, **dactiloporos**, encontram-se os dactilozooides que, portadores de tentáculos com nematocistos, capturam os alimentos. As formas medusoides são produzidas em um terceiro tipo de orifício, as *ampullae*. Das três ordens com esqueleto calcário, os mileporinos têm se revelado como os hidrozoários mais importantes nas construções recifais atuais, sendo comuns nas águas quentes do litoral brasileiro, especialmente no Nordeste, com a espécie *Millepora alcicornis*. Os **estilasterinos** são semelhantes aos mileporinos, mas seus dactilozooides são menores e desprovidos de tentáculos e, além disso, não possuem medusas. As duas últimas ordens surgiram no Cretáceo Superior.

D. Classe Scyphozoa

(Pré-Cambriano Superior–Recente)

Os cifozoários caracterizam-se por uma alternância de gerações em que a fase de medusa é a predominante. A plânula desenvolve-se em um pequeno pólipo que normalmente origina as medusas por fissão transversal. As medusas bem desenvolvidas são relativamente grandes e diferem das formas dos hidrozoários por não possuírem a plataforma periférica conhecida como *velum*. Os pólipos são pequenos e servem praticamente apenas para a reprodução assexuada. Apresentam simetria tetrâmera, são exclusivamente marinhos, planctônicos ou bentônicos fixos. São conhecidos dois grupos de cifozoários: Scyphomedusae e Corumbellata.

As **cifomedusas** (Scyphomedusae) compreendem formas exclusivamente livre-natantes, e por geralmente não possuírem esqueleto são raras como fósseis, sendo conhecidas no registro fossilífero apenas por impressões ou moldes que datam desde o Jurássico. Algumas formas medusoides registradas do Ediacariano (Pré-Cambriano Superior) provavelmente pertencem a este grupo. Entre as cifomedusas deve-se destacar duas ordens com esqueleto quitinoso, Conchopeltida e Conulariida.

Os **conchopeltídeos** (Conchopeltida) caracterizam-se por sua forma medusoide e possíveis tentáculos, sendo relacionados aos cifozoários em decorrência de seu contorno quadrangular e simetria tetrarradial, recentemente considerada também como radiobilateral. A forma e os prováveis tentáculos evidenciam suas afinidades aos cnidários, mas a testa quitinosa é única no grupo, pois os cifozoários recentes somente secretam quitina para se fixar ao substrato. Por esta razão têm sido interpretados como pólipos, numa fase intermediária entre os hidrozoários e os cifozoários. Sua forma piramidal e sua simetria tetrarradial também tem resultado na sua atribuição aos conulariídeos e, por vezes, como um estágio primitivo ancestral desse último grupo. Seus representantes fósseis distribuem-se do Ediacariano (Pré-Cambriano Superior) ao Ordoviciano, com dois gêneros, dos quais *Conchopeltis* (Ordoviciano) é o mais representativo (figura 18.3C).

Os **conulariídeos** (Conulariida) foram organismos de forma piramidal portadores de uma testa ou carapaça quitinofosfática (figura 18.3D). A superfície das faces é caracteristicamente marcada por costelas transversais alternadas, separadas por uma depressão logitudinal (linha parietal), e suas arestas percorridas por um sulco longitudinal. Sua simetria tetrâmera e a presença de tentáculos preservados sob a estrutura piramidal, bem como a forma semelhante a medusas do gênero *Conchopeltis*, levou alguns autores a atribuí-los aos cifozoários. Por outro lado, a diferença existente entre os conulariídeos e os cifozoários tem sido assinalada por outros pesquisadores, que admitem que os conulariídeos pertenceriam a um grupo distinto, possivelmente no nível de filo.

> Os fósseis de conulariídeos são encontrados no Siluriano (Formação Trombetas: *Conularia amazonica*) e Devoniano (Formação Maecuru) da Bacia Amazonas, no Devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa: *Paraconularia africana*, *Conularia quichua* e *Paraconularia ulrichana*), e no Devoniano da Bacia do Parnaíba (formações Pimenteira e Cabeças: *Paraconularia africana* e *Conularia. undulata*, respectivamente) (Clarke, 1899 e 1913; Derby, 1879; Fonseca & Costa, 1999; Kegel, 1953); Leme *et alii*, 2004).

A subclasse **Corumbellata** corresponde ao grupo mais recentemente atribuído aos cifozoários. São organismos de aspecto pinulado portadores de periderme provavelmente quitinosa, cuja região basal é formada por anéis isolados e, na região distal, por numerosos pólipos pequenos (figura 18.3E).

> Os corumbelídeos estão representados por uma única espécie, *Corumbella werneri*, descrita por Hahn *et alii* (1982) e procedente dos calcários do Grupo Corumbá situados em Mato Grosso do Sul. De possível idade vendiana (Pré-Cambriano Superior), constitui-se na mais recente representação de componentes da fauna de Ediacara no território brasileiro.

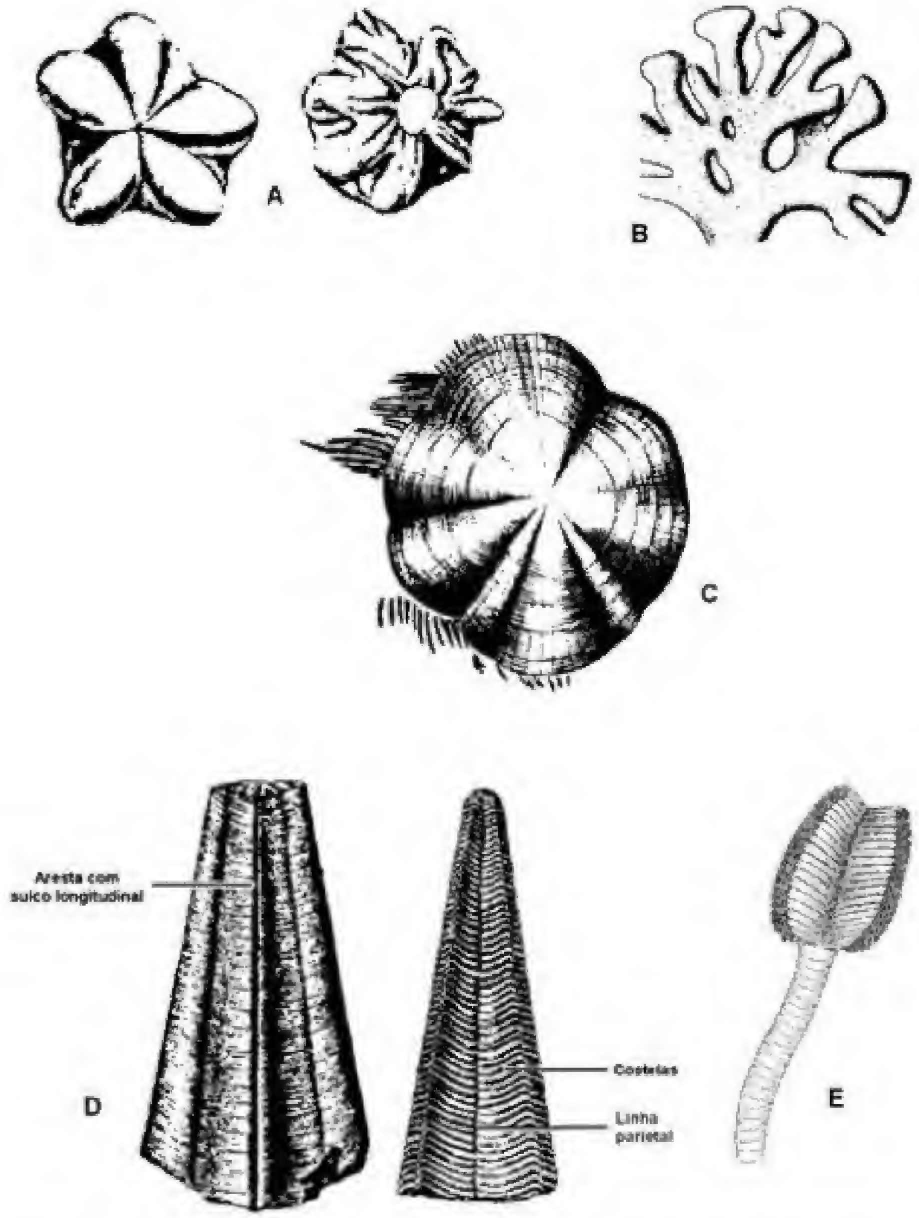


Figura 18.3 Ilustrações de representantes de protomedusas, hidrozoários e cifozoários. (A) Classe Protomedusae: vistas superior e inferior de um molde de *Brooksella*, Paleozoico inferior. (b) Classe Hydrozoa: espécimen recente de *Milleporina*. (C) Classe Scyphozoa: superfície superior de *Conchopeltis*, do Ordoviciano. (D) Exemplos de conulariídeos, respectivamente do Devoniano e do Carbonífero inferior. (E) *Corumbella werneri*, corumbelídeo do Vendiano brasileiro. Adaptado de Oliver Jr. (1979a,c) e Hahn *et alii* (1982).

E. Classe Anthozoa

(Pré-Cambriano Superior–Recente)

Esta classe compreende as formas em que há predominância da fase pólipo, sem a ocorrência de medusas. Os antozoários, como os corais, as anêmonas e as gorgônias, são organismos solitários ou coloniais, de hábito bentônico séssil e exclusivamente marinhos. Os gametas produzidos pelos pólipos originam as plânulas após a fecundação, as quais fixam-se originando uma nova geração de pólipos. Em sua estrutura, os pólipos revelam um ***stomodaeum*** ou faringe que corresponde a um tubo que se estende da boca à cavidade gastrovascular. Este apresenta-se dividido por partições verticais, mesentérios, os quais encontram-se unidos às paredes laterais. Apresentam uma simetria bilateral no desenvolvimento e arranjo dos mesentérios e também na organização do esqueleto, embora possuam um arranjo radial aparente (figura 18.4A).

Os antozoários mais importantes para a paleontologia são os que secretam partes duras compostas por carbonato de cálcio, em muitos casos sendo os responsáveis pela origem de grandes massas carbonáticas do Fanerozoico. Apesar de agrupados em três subclasses, Cerianpatharia, Octocorallia e Zoantharia, somente a última será motivo de maior destaque em virtude de sua importância no registro fossilífero.

Subclasse Cerianpatharia

(Mioceno–Recente)

É composta por antozoários representados por pólipos solitários ou coloniais desprovidos de esqueleto ou com esqueleto axial córneo. Raros como fósseis, seus representantes mais antigos datam do Mioceno (figura 18.4B).

Subclasse Octocorallia

(Pré-Cambriano Superior–Recente)

Caracterizada por pólipos (**autozooides**) contendo oito mesentérios e oito tentáculos. O esqueleto consiste em tubos córneos (compostos por gorgonina) ramificados, cada um dos quais com um núcleo central calcificado. Os autozooides ficam situados em uma espessa capa externa gelatinosa sobre os tubos ramificados, dentro dos quais encontram-se inúmeras espículas calcárias calcíticas (**escleritos**) que auxiliam na sustentação dos autozooides. A união dos escleritos, amalgamados em alguns octocorais, origina um esqueleto com um eixo calcário compacto. São esses escleritos, representados por uma grande variedade de formas, que ficam preservados, e somente a partir deles é que se infere o escasso registro fossilífero dos octocorais.

As colônias dos octocorais podem apresentar uma grande variedade de formas, como, por exemplo, as formas de leque ou pena (figura 18.4C). Justamente os tipos em forma de pena (da ordem Pennatulacea) parecem representar o registro mais antigo do grupo junto à fauna de Ediacara, com o gênero *Rangea* (Ediacariano). Esqueletos orgânicos provavelmente pertencentes a gorgonáceos foram registrados em sedimentos do Ordoviciano Inferior e, de camadas do Siluriano inferior, são conhecidos inúmeros escleritos de alcionáceos.

Os octocorais são comuns nos ambientes recifais atuais, onde se destacam gêneros como *Corallium* e *Heliopora* ("coral azul").

> Fósseis de octocorais pertencentes à família Paramuriceidae foram registrados na Formação Pirabas, do Eomioceno do Estado do Pará (Távora *et alii*, 1997).

Subclasse Zoantharia

(Cambriano–Recente)

Compreende os antozoários solitários e coloniais dotados ou não de esqueleto calcário (trabecular), cujos mesentérios duplos e pareados encontram-se inseridos em duas, quatro ou seis posições.

De todos os antozoários, os zoantários correspondem à subclasse de maior interesse paleontológico por incluírem a maioria dos corais, em complemento a grupos importantes de anêmonas-do-mar. Na paleontologia, o termo **coral** normalmente refere-se aos esqueletos maciços compostos por carbonato de cálcio formados por representantes da classe Anthozoa; portanto, as formas desprovidas de esqueleto como as anêmonas-do-mar não são consideradas como corais, apesar de pertencerem à mesma classe. Mas o uso do termo traz por vezes interpretações controvertidas. Os octocorais, por exemplo, são geralmente referidos como corais, embora em sua maioria não possuam um esqueleto ectodérmico maciço. Também são incluídos sob este termo os hidrozoários formadores de esqueletos maciços como os mileporinos e estilasterinos, e os estromatoporoides, estes últimos atualmente considerados como um grupo de organismos no nível de filo. Corais verdadeiros, entretanto, são principalmente os representantes das ordens Tabulata e Rugosa (paleozoicos), e Scleractinia (Mesozoico–Cenozoico).

A morfologia do esqueleto

O esqueleto dos corais é externo e de origem ectodérmica. Normalmente é formado por uma parede ou **epiteca** que encerra e une-se aos **septos** (placas verticais dispostas radialmente) e às ***tabulae*** (singular = ***tabula***) e **dissepimentos** (elementos de disposição transversal ou horizontal) (figura 18.4D). O esqueleto dos corais é formado por um pólipo e os diversos elementos estruturais refletem sua morfologia, de modo que suas características fundamentais podem ser deduzidas a partir do seu esqueleto. Os septos, por exemplo, representam a relação existente com os mesentérios tanto em número como em posição; as *tabulae* e os dissepimentos, por outro lado, demonstram a forma e a posição do **disco basal**. Além dos septos e das *tabulae*, ocorre uma estrutura axial central, a **columela**. Por vezes, os septos podem se projetar para fora da epiteca, constituindo estruturas conhecidas como ***costae*** (singular = ***costa***) (figura 18.4E).

O esqueleto unitário, seja dos pólipos isolados ou de uma colônia, denomina-se ***corallum*** (plural = ***coralla***), e os esqueletos dos indivíduos componentes de uma colônia são chamados de **coralitos** (figura 18.4F). A abertura superior dos coralitos é o **cálice**. A disposição dos coralitos nas colônias é variada, podendo estar unidos ou separados; entre eles pode se formar um esqueleto de conexão denominado **cenósteo**. Tanto os corais solitários como os coloniais possuem formas bastante variadas. Os solitários podem apresentar desde o formato achatado (discoide) até cônico ou cilíndrico, enquanto que os coloniais podem se apresentar em arranjos separados ou compactos, com diversos formatos, como faceloides, dendroides e meandroides.

Classificação

A disposição dos mesentérios e dos respectivos septos tem importante caráter taxonômico, permitindo a divisão da subclasse nas ordens Zoanthiniaria, Corallimorpharia, Actiniaria, Cothoniida, Tabulata, Heliolitida, Rugosa, Heterocorallia e Scleractinia. Nos representantes fósseis, admite-se que o arranjo e a inserção dos septos refletam o arranjo e a inserção dos mesentérios, semelhante ao que ocorre entre as formas atuais.

Os **zoantiniários** (Zoanthiniaria), **corallimorfários** (Corallimorpharia) e **actiniários** (Actiniaria) compreendem as anêmonas-do-mar que, em decorrência da ausência de partes esqueléticas, são raras como fósseis. Estes encontram-se representados somente como impressões ou filmes carbonizados, dificultando sua atribuição específica às ordens citadas, embora a maioria tenha sido atribuída aos actiniários. Além dessas formas de fossilização, icnofósseis em forma de rolha, como os icnogêneros *Bergaueria* e *Conostichus* (figura 18.5A), têm sido interpretados como icnitos de repouso (Cubichnia) ou habitação (Domichnia) de anêmonas-do-mar, com ocorrência mais frequente em rochas paleozoicas (Pemberton *et alii*, 1988).

Os **cotonídeos** (Cothoniida) são pequenos organismos solitários e coloniais dotados de esqueleto composto por calcita, de forma cônica ou discoide, que apresentam septos frágeis com arranjo compatível com o dos corais rugosos. Raros, estão representados por apenas um ou dois gêneros do Cambriano Médio, podendo representar um grupo primitivo de pólipos de zoantários que secretavam esqueletos, mas que logo tornaram-se extintos.

Os **heliolitídeos** (Heliolitida) foram animais exclusivamente coloniais de esqueleto de calcita cujos coralitos estavam separados por um extenso cenósteo. Com cerca de 70 gêneros, são exclusivamente paleozoicos, distribuindo-se do Ordoviciano Médio ao Devoniano Médio. Em parte, assemelham-se aos corais tabulados por terem coralitos de diâmetro pequeno e muitas *tabulae*.

Os **tabulados** (Tabulata) compreendem grupos variados de corais exclusivos do Paleozoico, incluindo formas coloniais de esqueleto de calcita onde os septos são reduzidos ou ausentes, mas portadores de *tabulae*. Ao contrário da maioria das formas maciças, o cenósteo entre os coralitos está ausente, ocorrendo geralmente interconexões (poros) entre os coralitos. Como as poucas formas descritas para o Cambriano são duvidosas, admite-se que os tabulados distribuem-se do Ordoviciano Inferior ao Permiano, sendo particularmente comuns nas rochas do Ordoviciano Médio ao Devoniano, quando participaram ativamente na formação de construções recifais. Do Carbonífero inferior ao Permiano estavam em declínio, sendo menos comuns. Entre os principais tabulados destacam-se os gêneros *Favosites* (Siluriano–Devoniano), com coralitos prismáticos, *Halysites* (Ordoviciano–Siluriano), com coralitos cilíndricos arranjados em cadeia, e *Syringopora* (Siluriano–Carbonífero), com coralitos cilíndricos ligados por tubos transversais (figuras 18.5B-D e 18.6A-D).

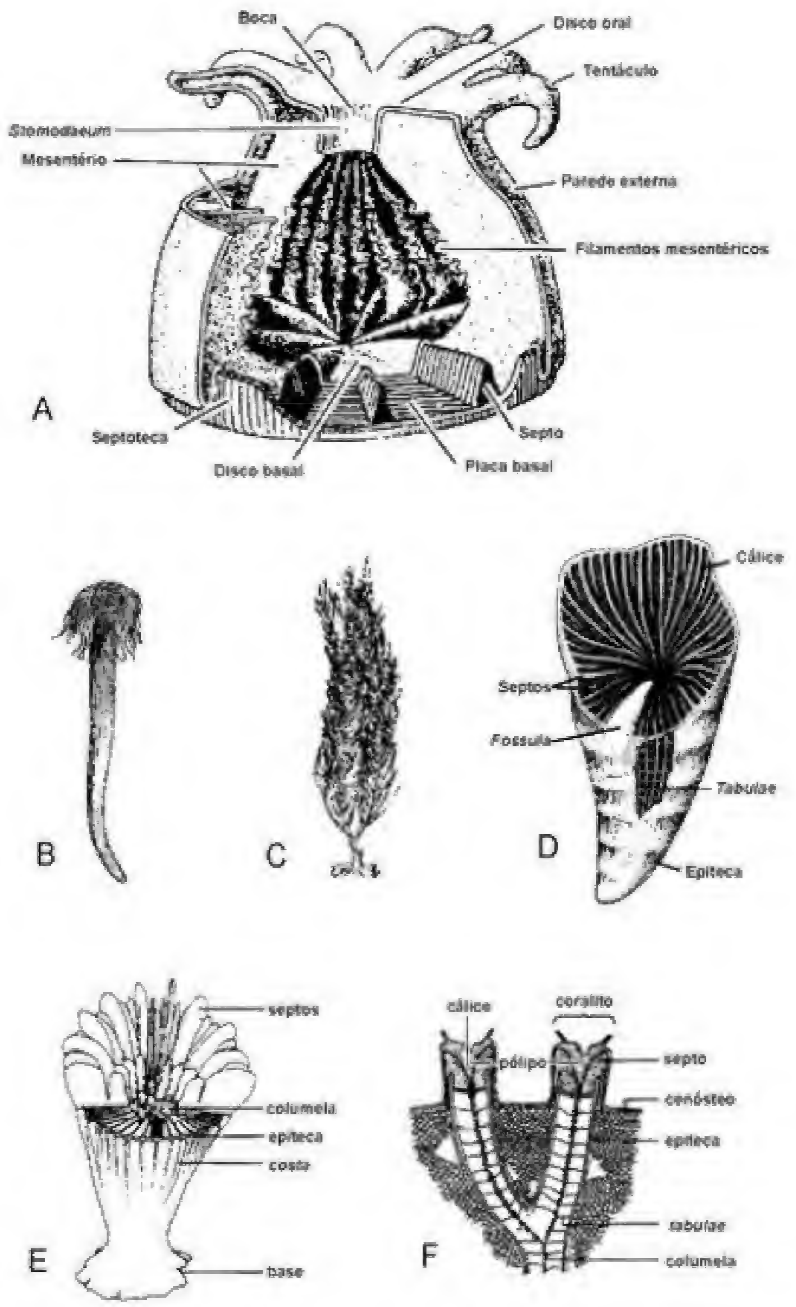


Figura 18.4 Características gerais e exemplos dos antozoários. (A) Morfologia do pólipo em corais. (B) Espécimen recente de *Antipatella*, cerianpatário do Mar Mediterrâneo. (C) Representação de um octocoral holocênico. (D) Diagrama de um coral rugoso solitário com remoção de parte da epiteca. (E) Diagrama de um corte parcial de coral escleractíneo solitário. (F) Diagrama de uma seção longitudinal de um coral escleractíneo colonial. Adaptado de Clarkson (1986), Oliver Jr. (1979a), Oliver Jr. & Coates (1987) e Wells & Hill (1956).

No Brasil as ocorrências de tabulados restringem-se às formações Maecuru (Devoniano) e Itaituba (Carbonífero) da Bacia do Amazonas. São encontradas as espécies *Pleurodictyum amazonicum* e *Multithecopora milanoi* (Fernandes, 1985).

Os **rugosos** (Rugosa), também denominados **tetracorais**, eram corais solitários (figura 18.5E) e coloniais caracterizados pela inserção dos septos em quatro posições. O esqueleto, aparentemente de calcita, era sólido. Com cerca de 800 gêneros, os rugosos constituem o grupo mais variado de corais do Paleozoico, distribuindo-se do Ordoviciano Médio ao Permiano superior, sendo comuns durante todo esse tempo. As formas solitárias variavam em tamanho desde poucos milímetros até formas gigantes com quase 1 m de comprimento e 14 cm de diâmetro, e as coloniais chegavam a atingir 4 m de diâmetro. O estudo taxonômico dos rugosos depende da interpretação de sua estrutura interna, sendo necessários cortes longitudinais e transversais através dos exemplares. Externamente, entre suas principais características destacam-se as rugosidades transversais (motivo da designação do grupo) de crescimento, presentes na epiteca e visíveis nas formas solitárias (figura 18.5D). Além disso, podem apresentar depressões denominadas *fossulae* em determinados septos. Entre os rugosos solitários, destacam-se os gêneros *Zaphrentis*, *Cystiphyllum* e *Hadrophyllum* (Devoniano) e *Lophophyllum* (Carbonífero), entre os coloniais, os gêneros *Arachnophyllum* (Siluriano) e *Dibunophyllum* e *Lithostrotion* (Carbonífero) (figura 18.6E-I).

Os corais rugosos no Brasil foram registrados no Devoniano (Formação Maecuru) e no Carbonífero (Formação Itaituba) da Bacia do Amazonas. Na Formação Maecuru, segundo Távora & Souza (1999), encontra-se o gênero *Pseudoconophyllum*. Após os primeiros registros feitos por Derby (1894) e Katzer (1903, 1933), os corais rugosos da Formação Itaituba foram revistos por Pinto (1977) que relacionou as seguintes espécies: *Amplexizaphrentis petrii*, *Dibunophylloides duncanae*, *D. geiseli*, *Lophamplexus* sp., *Stereostylus leinzi* e *S. mendesi*. Também para o Devoniano da Bacia do Paraná, Petri (1948) identificou um cálice de Zaphrentidae.

Os **escleractíneos** (Scleractinia) ou **madreporários** são corais solitários e coloniais (figura 18.5F-G) portadores de um esqueleto de aragonita, incluindo todos os corais fósseis verdadeiros pós-paleozoicos e recentes (figura 18.5E-F). São também conhecidos como **hexacorais** devido à simetria hexâmera da inserção dos septos e mesentérios, a qual pode formar ciclos de septos em número de 6, 12, 24 e assim por diante. Com cerca de 800 gêneros, distribuem-se desde o Triássico Médio. São abundantes nos mares atuais, tanto nos recifes litorâneos como em diversos outros ambientes marinhos, inclusive de águas profundas.

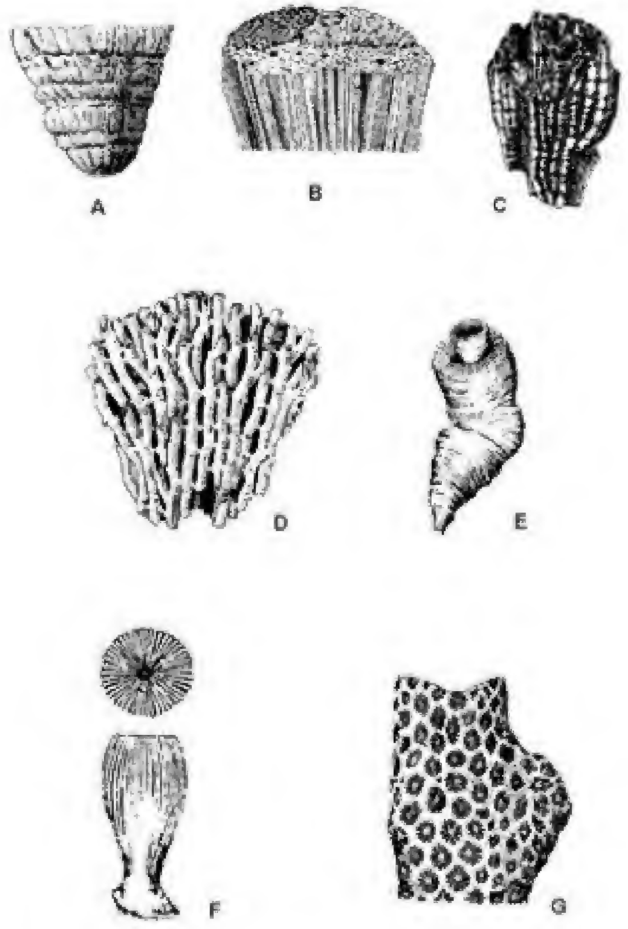


Figura 18.5 Antozoários. (A) *Conostichus*, icnofóssil atribuído à atividade de actiniários. (B), (C) e (D), respectivamente *Favosites*, *Halysites* e *Syringopora*, corais tabulados. (E) Coral rugoso solitário. (F) Coral escleractíneo solitário. (G) Coral escleractíneo colonial. Adaptado de Clarkson (1986), Oliver Jr. (1979a,b) e Pemberton *et alii* (1988).

São encontrados escleractíneos nas formações cretáceas Jandaíra (Bacia Potiguar), Gramame (Bacia de Pernambuco-Paraíba) e Riachuelo (Bacia de Sergipe-Alagoas) (Fernandes, 1985, 1986; Fernandes & Wanderley, 2000). Em terrenos cenozoicos, os registros limitam-se às formações Maria Farinha (Paleoceno da Bacia Pernambuco-Paraíba, com as espécies *Stephanocoenia pernambucensis* e *Paracyathus* cf. *P. rugosus*; Fernandes, 1978) e Pirabas (Oligo–Mioceno do Estado do Pará, com *Balanophyllia* sp., *Caryophyllia* (*Acanthocyathus*) *fernandesi*, *Cladocora* sp., *Dendrophyllia* sp., *Discotrochus* sp., *Flabellum lyricum*, *F. wailesi*, *Stylophora* cf. *S. silicensis* e uma forma colonial maciça, provavelmente *Montastrea*) (Fernandes, 1979, 1981; Ferreira & Fernandes, 1986; Távora *et alii*, 2002) (figura 18.7). O registro de idade mais recente é o de Martin *et alii* (1982), para exemplares de *Siderastrea* sp. procedentes de um recife pleistocênico do Estado da Bahia.

Paleoecologia

Deve-se ressaltar que todos os corais recentes são marinhos e vivem em águas de boa circulação que lhes supre de nutrientes e oxigênio; além disso não toleram grandes influxos de sedimento.

A distribuição de ambientes rasos a profundos observada junto aos escleractíneos atuais, leva a sua divisão em dois grupos ecológicos: os **hermatípicos** ou **corais recifais**, que possuem algas simbiontes (zooxantelas) em seus tecidos endodermais, e **não hermatípicos** ou **não recifais**, que não contêm as referidas algas.

Os **corais hermatípicos** restringem-se às águas tropicais rasas, em decorrência das necessidades fotossintéticas das algas zooxantelas. Vivem normalmente em águas de profundidades inferiores a 20 m e cuja temperatura varia de 25°C a 29°C; entretanto, algumas formas são encontradas em profundidades de até 90 m, suportando temperaturas tão frias quanto 16°C. Constituem-se, portanto, nos organismos mais importantes ou mesmo predominantes nos ambientes recifais recentes. Os **corais não hermatípicos** podem ocorrer associados aos corais recifais, mas não estão sujeitos às mesmas restrições ambientais. Podem ser encontrados em profundidades de até 6 000 m e suportam temperaturas que variam de 1,1°C a 28°C, distribuindo-se geograficamente em todos os mares e oceanos com salinidade normal.

Não se tem conhecimento das exigências ambientais dos corais paleozoicos, embora acredite-se que os escleractíneos mesozoicos e cenozoicos não seriam muito diferentes das formas atuais. Evidências indiretas sugerem que os corais pretéritos eram muito menos restritos ecologicamente que os escleractíneos recentes, não sendo conhecidos de depósitos formados em águas muito profundas. É provável que as necessidades dos grupos paleozoicos fossem mais semelhantes às dos corais não hermatípicos que dos corais recifais modernos. Apesar de participarem da construção de recifes, particularmente durante o Siluriano e o Devoniano, nem sempre eram os construtores principais. A não preservação dos tecidos orgânicos impossibilita a definição dos dois tipos ecológicos entre os corais paleozoicos; por analogia com os corais recentes, é possível que as formas solitárias de grande tamanho e as coloniais maciças possuíssem também uma relação simbiótica com algas fotossintéticas, relação que no reino animal não é exclusiva dos corais modernos.

Distribuição Estratigráfica

Devido à grande dificuldade de preservação das formas de corpo mole, os fósseis de cnidários ficam praticamente limitados aos seus representantes portadores de esqueleto calcário. Apesar disso, impressões de cnidários desprovidos de esqueleto ocorrem do Pré-Cambriano Superior ao Recente (figura 18.6). Os cnidários mais antigos correspondem às impressões de formas medusoides atribuídas aos hidrozoários, cifozoários e protomedusas, bem como formas polipoides atribuídas aos antozoários presentes na fauna de Ediacara, de idade pré-cambriana superior.

Os hidrozoários são conhecidos por vários grupos fósseis, mas principalmente pelos dotados de esqueleto calcário. Os espongiomorfídeos, extintos, limitam-se ao Triássico e ao Jurássico, enquanto que os hidrozoários modernos, como os mileporinos e os estilasterinos, apareceram no Cretáceo Superior.

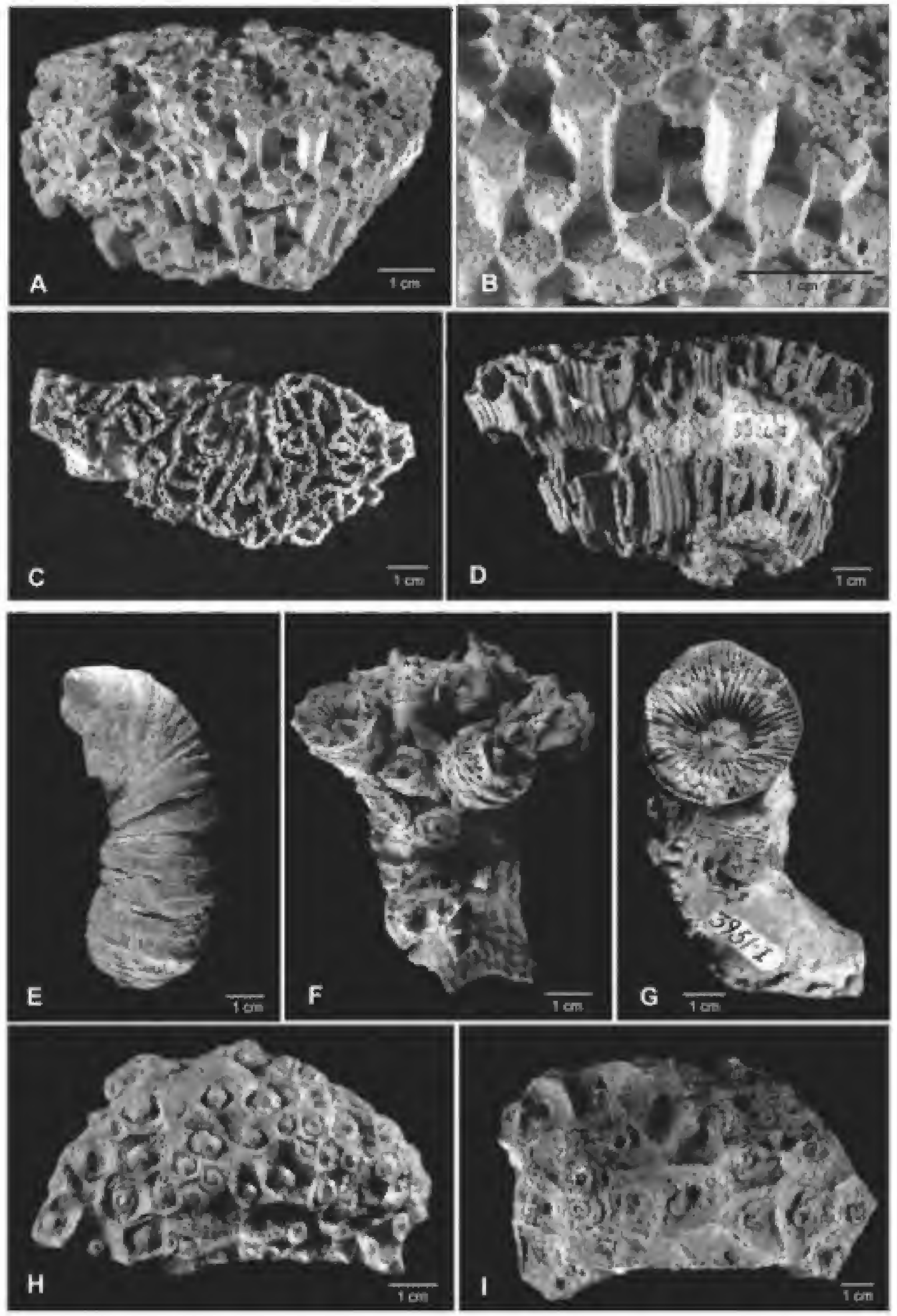


Figura 18.6 Corais do Paleozoico. (A) e (B) *Favosites* sp., Formação Fossil Hill, Siluriano, Canadá, MN 5328-I. (C) e (D) *Halysites* sp., Formação Fossil Hill, Siluriano, Canadá, MN 5326-I. (E) *Cystiphyllum vesiculosum*, Formação Hamilton, Devoniano, Canadá, MN 1901-I. (F) e (G) *Lophophyllum* sp., Formação Itaituba, Carbonífero, Brasil, MN 3950-I e 3951-I. (H) *Lithostrotion canadense*, Formação Saint Louis, Carbonífero, Estados Unidos, MN 35-I. (I) *Arachnophyllum* sp., Formação Fossil Hill, Siluriano, Canadá, MN 5324-I. (MN – Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro).

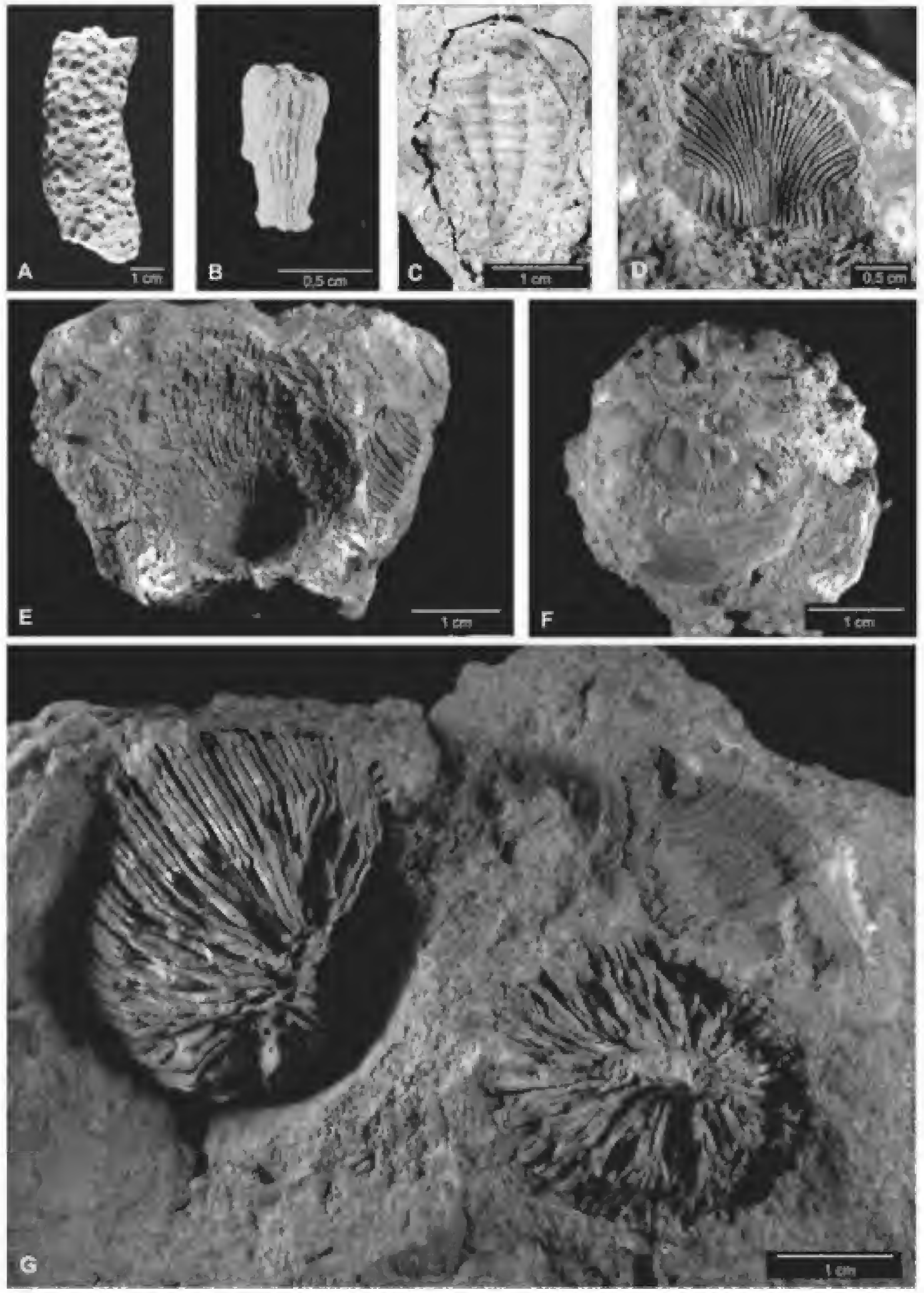


Figura 18.7 Corais do Cretáceo e Cenozoico. (A) *Astrocoenia* sp., Formação Jandaíra, MN 5566-I. (B) *Paracyathus* cf. *P. rugosus*, Formação Maria Farinha, MN 5421-I. (C) *Caryophyllia* (*Acanthocyathus*) *fernandesi*, Formação Pirabas, MG 5000-I (holótipo). (D) *Flabellum lyricum*, molde externo, Formação Pirabas, MN 5458-I (holótipo). (E) *Balanophyllia* sp., molde externo, Formação Pirabas, MN 5375-I. (F) *Discothochus* sp., molde interno, Formação Pirabas, MN 5359-I. (G) *Flabellum wallesi*, moldes internos, Formação Pirabas, MN 8291-I. (MG – Museu de Geociências/Universidade Federal do Pará; MN – Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro).

Fragmentos de esqueleto de possíveis corais têm sido descritos em rochas cambrianas, mas os corais verdadeiros não surgiram até o Ordoviciano. Por volta do Ordoviciano Médio, os corais começaram a se tornar comuns como parte da fauna marinha. Foi exatamente durante o Ordoviciano que se deu a separação dos grupos importantes de corais paleozoicos, os rugosos, tabulados e heliolitídeos, que atingiram o máximo de diversidade durante o Devoniano. Os corais destes três grupos tiveram um papel importante ao participar da construção de edifícios recifais no Paleozoico, apesar de serem poucos os recifes em que tenham sido os construtores principais. Os heliolitídeos desapareceram no Devoniano, mas rugosos e tabulados ainda permaneceram até o Permiano, quando também se extinguiram pouco antes do final do período.

Os escleractíneos estão relacionados aos rugosos, mas não está bem claro se eles se originaram dos últimos rugosos do Paleozoico superior ou de anêmonas-do-mar paleozoicas, desprovidas de esqueleto, que presumivelmente seriam relacionadas aos escleractíneos mais primitivos. Após um hiato significante no Triássico Inferior, os escleractíneos surgiram no Triássico Médio, vindo a se constituir nos corais recifais dos mares modernos. Em virtude de seus esqueletos calcários, existe um excelente registro fossilífero demonstrando a diversificação do grupo e o desenvolvimento dos hábitats recifais, onde se tornaram mais abundantes e variados.

Os octocorais são conhecidos desde o Pré-Cambriano, mas têm um registro fossilífero pobre em decorrência da natureza espicular ou mesmo não calcária de seu esqueleto. Vivem atualmente associados aos corais escleractíneos, em ambientes recifais ou não.

Aplicações

Os hidrozoários e antozoários dotados de esqueleto calcário são suficientemente comuns como fósseis para fornecer dados para estudos de sua evolução e de seus hábitats. As formas calcárias têm sido particularmente importantes como formadoras de rochas, principalmente nos ambientes recifais.

Os corais apresentam geralmente uma distribuição estratigráfica muito longa para serem utilizados no zoneamento bioestratigráfico, mas têm sido utilizados quando da falta de fósseis de curta distribuição geológica, particularmente no Carbonífero.

Os corais também têm sido utilizados no estudo da avaliação temporal de fenômenos astronômicos. Muitos exemplares de corais rugosos e tabulados apresentam finas linhas de crescimento na epiteca, as quais estão frequentemente agrupadas em bandas proeminentes. Sabe-se que as linhas finas representam incrementos diários no crescimento, enquanto que o bandeamento é mensal, e as anulações maiores e mais amplamente espaçadas são anuais. Com base nisso, os corais devonianos chegaram a ser utilizados numa tentativa de se determinar o número de dias existente em um ano durante aquele período: cerca de 400 dias (Scrutton, 1965). O "relógio coralíneo" permite uma estimativa da diminuição da velocidade de rotação da Terra com base em um sistema biológico, em vez de um sistema físico.

Referências

CLARKE, J. M. 1899. A Fauna Siluriana Superior do Rio Trombetas, Estado do Pará. *Archivos do Museu Nacional, 10*: 1-48.

CLARKE, J. M. 1913. *Fósseis devonianos do Paraná*. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, Mon. *1*, 353 p.

CLARKSON, E. N. K. 1986. *Invertebrate Palaeontology and Evolution*. London, Allen & Unwin Ltda, 382 p.

CRIMES, T. P. 1996. The period of early evolutionary failure and the dawn of evolutionary success: the record of biotic changes across the Precambrian-Cambrian boundary. *In*: DONOVAN, S.K. (ed.). *The Paleobiology of Trace Fossils*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, p. 105-133.

DALY, M.; BRUGLER, M. R.; CARTWRIGHT, P.; COLLINS, A. G.; DAWSON, M. N.; FAUTIN, D. G.; FRANCE, S. C.; MCFADDEN, C. S.; OPRESKO, D. M.; RODRIGUEZ, E.; ROMANO, S. L. & STAKE, J. L. 2007. The phylum Cnidadria: a review of phylogenetic and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa, 1668*: 127-182.

DERBY, O. A. 1879. Contribuições para a geologia da região do Baixo Amazonas. *Archivos do Museu Nacional, 2*: 77-104.

DERBY, O. A. 1894. The Amazonian Upper Carboniferous Fauna. *Journal of Geology, 2*: 480-501.

FERNANDES, A. C. S. 1978. Corais hermatípicos da Formação Maria Farinha, Paleoceno do Estado de

Pernambuco. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Recife, 1978. *Anais*. Recife, SBG, v. 2, p. 960-962.

FERNANDES, A. C. S. 1979. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Scleractinia da Formação Pirabas (Mioceno Inferior) e suas implicações paleoecológicas (Coelenterata-Anthozoa). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. s., geol., (22): 1-33.

FERNANDES, A. C. S. 1981. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Um novo *Flabellum* (Anthozoa-Scleractinia) na Formação Pirabas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. s., geol., (24): 1-7.

FERNANDES, A. C. S. 1985. Cnidários fósseis brasileiros: histórico das pesquisas e considerações sobre seu desenvolvimento. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Rio de Janeiro, 1983. MME/DNPM, Série Geologia nº 27, Paleontologia/Estratigrafia nº 2, p. 201-204.

FERNANDES, A. C. S. 1986. Ocorrência inédita de coral (Coelenterata-Anthozoa-Scleractinia) na Formação Gramame, Cretáceo Superior da Paraíba. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 58*(4): 608.

FERNANDES, A. C. S. & WANDERLEY, M. D. 2000. Corais (Cnidaria-Scleractinia) da Formação Jandaíra, Cretáceo Superior do Rio Grande do Norte. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia, 55*: 1-7.

FERREIRA, C. S. & FERNANDES, A. C. S. 1986. Uma nova ocorrência de coral hermatípico na Formação Pirabas, Oligo–Mioceno do Estado do Pará. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 58*(4): 609-610.

FONSECA, V. M. M. & COSTA, D. M. M. 1999. Primeira ocorrência de Conulariida no Devoniano Médio da Bacia do Amazonas (Formação Maecuru), Estado do Pará, Brasil. *Boletim do Museu Nacional*, n. s, geol., (48): 1-11.

HAHN, G.; HAHN, R.; LEONARDOS, O. H.; PFLUG, H. D. & WALDE, D. H. G. 1982. Körperlich erhaltene Scyphozoen-Reste aus dem Jungpräkambrium Brasiliens. *Geologica et Paleontologica, 16*: 1-18.

KATZER, F. 1903. *Grundzüge der Geologie des unteren Amazonas-gebietes*. Leipzig (Max Weg.), 296 p.

KATZER, F. 1933. Geologia do Estado do Pará (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi de História Natural e Ethnografia, 9*: 269 p.

KEGEL, W. 1953. *Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba*. Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim 141, 46 p.

LEME, J. M.; RODRIGUES, S. C.; SIMÕES, M. G. & VAN ITEN, H. 2004. Sistemática dos conulários (Cnidaria) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Estado do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(*2*):213-222.

MARTIN, L.; BITTENCOURT, A. C. S. P. & VILAS BOAS, G. S. 1982. Primeira ocorrência de corais pleistocênicos da costa brasileira – Datação do máximo da penúltima transgressão. *Ciências da Terra*, (3): 16-17.

OLIVER Jr., W. A. 1979a. Coelenterata. *In*: FAIRBRIDGE, R. W. & JABLONSKI, D. (eds.). *The Encyclopedia of Paleontology*. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross Inc., p. 199-206.

OLIVER Jr., W. A. 1979b. Conulata. *In*: FAIRBRIDGE, R. W. & JABLONSKI, D. (eds.). *The Encyclopedia of Paleontology*. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross Inc., p. 223-224.

OLIVER Jr., W. A. 1979c. Corals. *In*: FAIRBRIDGE, R. W. & JABLONSKI, D. (eds.). *The Encyclopedia of Paleontology*. Stroudsburg, Dowden, Hutchinson & Ross Inc., p. 226-234.

OLIVER Jr., W. A. & COATES, A. G. 1987. Phylum Cnidaria. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHMAN, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates*. Boston, Blackwell Scientific Publications, p. 140-193.

PEMBERTON, S. G.; FREY, R. W. & BROMLEY, R. G. 1988. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Canadian Journal of Earth Sciences, 25*: 866-892.

PETRI, S. 1948. *Contribuição ao estudo do Devoniano paranaense*. Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim 129, 125 p.

PINTO, I. D. 1977. Corais carboníferos da Bacia Amazônica. *Pesquisas, 8*: 59-132.

PROTHERO, D. R. 2004. *Bringing Fossils to Life: An Introduction to Paleobiology*, 2ª ed. Boston, McGraw-Hill, 503 p.

SCRUTTON, C. T. 1965. Periodicity in Devonian coral growth. *Palaeontology, 7*: 552-558.

TÁVORA, V. A. & SOUZA, S. R. 1999. Primeira ocorrência de corais rugosos na Formação Maecuru (Devoniano), Bacia do Amazonas – Pará. *Revista Brasileira de Geociências, 29*(3): 415-418.

TÁVORA, V. A.; CASTRO, C. B. & MEDEIROS, S. R. 1997. Sobre a ocorrência de gorgônias (Cnidaria, Octocorallia) na Formação Pirabas (Eomioceno) – Estado do Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15, São Pedro, 1997. *Boletim de Resumos*, São Pedro, SBP, p. 41.

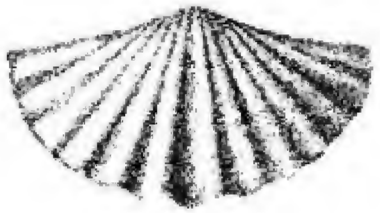
TÁVORA, V. A.; GONÇALVES, D. F. & ARAÚJO, T. C. C. 2002. Ocorrência de uma nova espécie de escleractíneo (Coelenterata) na Formação Pirabas (Eomioceno), Estado do Pará. *Revista Brasileira de Geociências, 32*(2): 231-234.

WELLS, J. W. & HILL, D. 1956. Cerianpatharia. *In:* MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part F, Coelenterata, p. 165.

19

Braquiópodes

Vera Maria Medina da Fonseca



Animais bentônicos exclusivamente marinhos, os braquiópodes possuem o corpo protegido por uma concha constituída por duas valvas.

Possuem hábito solitário. Não formam colônias, embora tendam a ser gregários, sendo encontrados frequentemente agrupados ou formando bancos.

A maioria das espécies fósseis e atuais é epibionte, vivendo livre, fixada ou parcialmente enterrada nos diferentes substratos do fundo oceânico. Um grupo de linguliformes é endobionte, habitando túneis escavados no sedimento (figura 19.1).

O substrato é determinante no estilo de vida dos braquiópodes. Foram observadas em braquiópodes atuais diferenças no estilo de vida entre indivíduos de uma mesma espécie de acordo com o tipo de substrato em que se assentam suas larvas Alguns são fixos a rochas, enquanto outros jazem livres sobre o assoalho oceânico. As larvas que se assentam em superfícies rochosas estáveis serão adultos sedentários. As larvas que se assentam sobre substrato cuja massa das partículas seja menor que a da concha adulta ou passível de desintegração (como a concha vazia de um outro braquiópode ou de moluscos) serão de vida livre após a fase larvar sedentária. As espécies cujos indivíduos possuem esse tipo de comportamento são chamadas generalistas.

Em geral, entre os braquiópodes recentes, espécies adaptadas a substratos duros são sedentárias. Por exemplo, em ambientes rochosos ou recifais de águas rasas, os braquiópodes levam uma vida sedentária com o **pedículo** funcionando como um órgão de fixação ao substrato. Já em substratos moles as espécies podem ser fixas ou livres e ser livres ativas ou inativas. Nas espécies livres e ativas, o pedículo pode diferir no comprimento e no espessamento de seus processos para vida em sedimento grosso ou fino. O pedículo das formas livres inativas é reduzido ou atrofiado.

Os braquiópodes paleozoicos, colonizaram preferencialmente os mares epicontinentais rasos. A maioria das espécies atuais habita em todas as latitudes, nas plataformas e taludes continentais, geralmente em ambientes relativamente estáveis, com salinidade normal. Algumas formas vivem nas regiões profundas do oceano, já tendo sido encontrada uma espécie a mais de 6 000 m de profundidade. Poucas são encontradas na zona intermarés.

No decorrer da era Paleozoica, a partir do Ordoviciano e sobretudo no período Devoniano, os braquiópodes foram extremamente abundantes e diversificados até a grande extinção, que marca o final desta era, da qual não mais se recuperaram. Segundo a última edição do "Treatise on Invertebrate Paleontology" (Curny & Brunton, 2007), conhecem-se atualmente mais de 4 200 gêneros de braquiópodes, dos quais apenas aproximadamente pouco mais de uma centena são viventes.

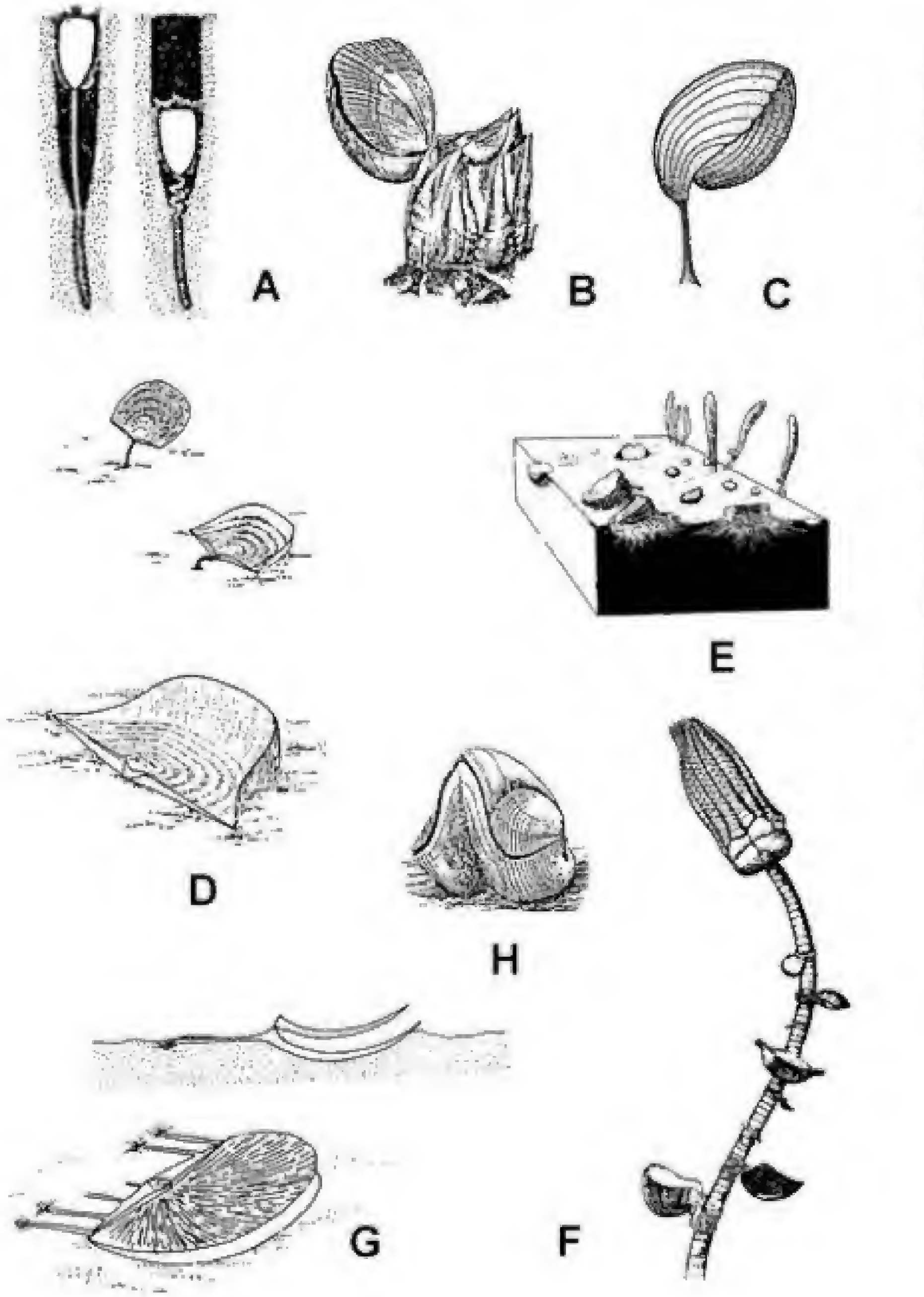


Figura 19.1 Exemplos de relações de braquiópodes com o substrato. (A) *Lingula* fixada pelo pedículo em um túnel escavado no sedimento (modificado de Moore, 1952). (B e C) Terebratulida fixados pelo pedículo (segundo Clarkson, 1986). (D, E, F) Modificação do modo de vida de alguns Strophomenata: as conchas jovens fixam-se pelo pedículo ao substrato ou pelos espinhos a outros organismos tais como os crinoides (F), quando adultos, passam a viver livres sobre o substrato (segundo Grant, 1966b; Racheboueř, 1991; Boucot, 1990). (G) Tentativa de reconstituição da posição de vida de um Chonetidina; o pontilhado nas extremidades dos espinhos indicam os pontos de ancoragem do organismo por aglutinação de partículas sedimentares (segundo Racheboueř, 1990). (H) Spiriferida adulto, após a perda do pedículo, repousando sobre o sedimento.

Morfologia

Os braquiópodes são divididos habitualmente em dois grupos:

a) os articulados, portadores de um mecanismo de articulação que auxilia na abertura e no fechamento da concha; e
b) os inarticulados, sem mecanismo articulatório, sendo a tarefa de abertura e fechamento da concha desempenhada exclusivamente por músculos.

Como veremos adiante, 95% dos braquiópodes fósseis e viventes são articulados. Portanto, a maior parte das informações contidas neste texto a eles se referem.

Os braquiópodes articulados viventes são notavelmente uniformes morfologicamente. As partes moles estão encerradas em duas valvas uma das quais possui sempre um **bico** (figuras 19.9H e 19.18E). Suas relações com o substrato são governadas pelo **sistema pedicular** que está presente em todos os adultos viventes com exceção dos membros da ordem Thecideidina. Diferentemente, no registro fossilífero os braquiópodes são extremamente diversificados morfologicamente. A existência ou não de um sistema pedicular é determinante nessa discrepância entre a diversidade morfológica das formas viventes e fossilizadas. A grande diversidade de braquiópodes presente no registro fossilífero deve-se às formas nas quais o pedículo presumivelmente estava ausente e as relações com o substrato eram governadas pela concha.

As **duas valvas** que envolvem as partes moles dos braquiópodes são designadas **ventral** ou **pedicular** e **dorsal** ou **braquial**. A ventral normalmente é maior que a dorsal, mais convexa, e possui uma abertura para saída do **pedículo**. A dorsal normalmente é a menor, menos convexa, às vezes plana ou côncava. É a portadora das estruturas de sustentação do **lofóforo** (órgão de captura de alimento). Os tipos de concha mais comuns são as **biconvexas**, **plano-covexas** ou **côncavo-convexas**. Nestas designações, o primeiro termo refere-se à valva dorsal (figura 19.2D-F).

Na maioria dos braquiópodes o plano de simetria (bilateral) do animal passa no meio das valvas e não entre elas, como em muitos moluscos bivalvios (figura 19.2C).

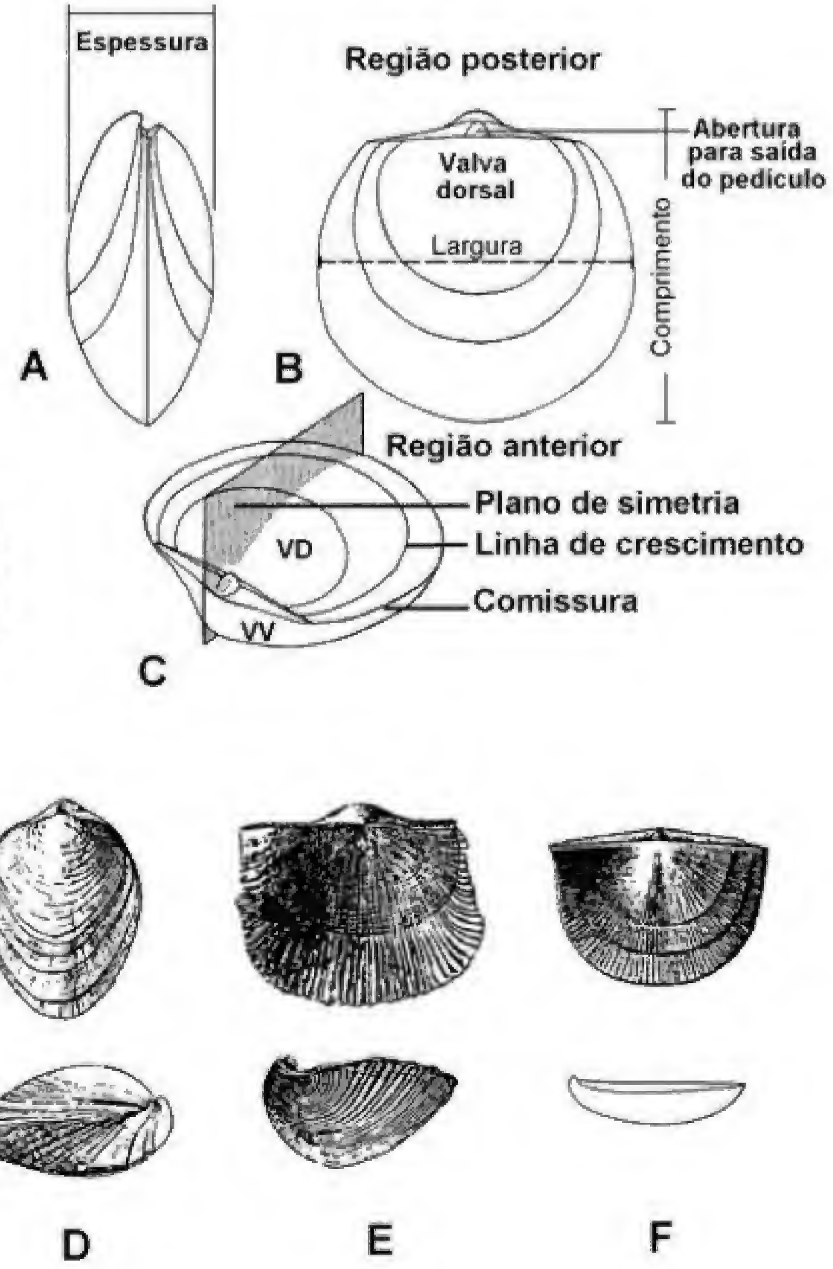


Figura 19.2 (A, B ,C) Feições externas, dimensões e orientação da concha de um braquiópode (modificado de Williams & Rowell, 1965). Principais tipos de forma de concha: (D) biconvexa, (E) côncavo-convexa, (F) plano-convexa.

O espaço interior da concha é dividido em duas partes – a **cavidade do corpo** ou **celoma** e a **cavidade do manto** – separadas pela parede anterior do corpo. A cavidade do corpo abriga todos os órgãos do animal e o **sistema muscular**. A cavidade do manto é revestida por uma dupla camada de tecido epitelial, o **manto**. Ocupando quase todo o espaço dessa cavidade encontra-se o **lofóforo** (figura 19.3A).

Os braquiópodes são suspensívoros (filtradores). Alimentam-se de bactérias, plâncton e detritos que se encontram em suspensão na água do mar.

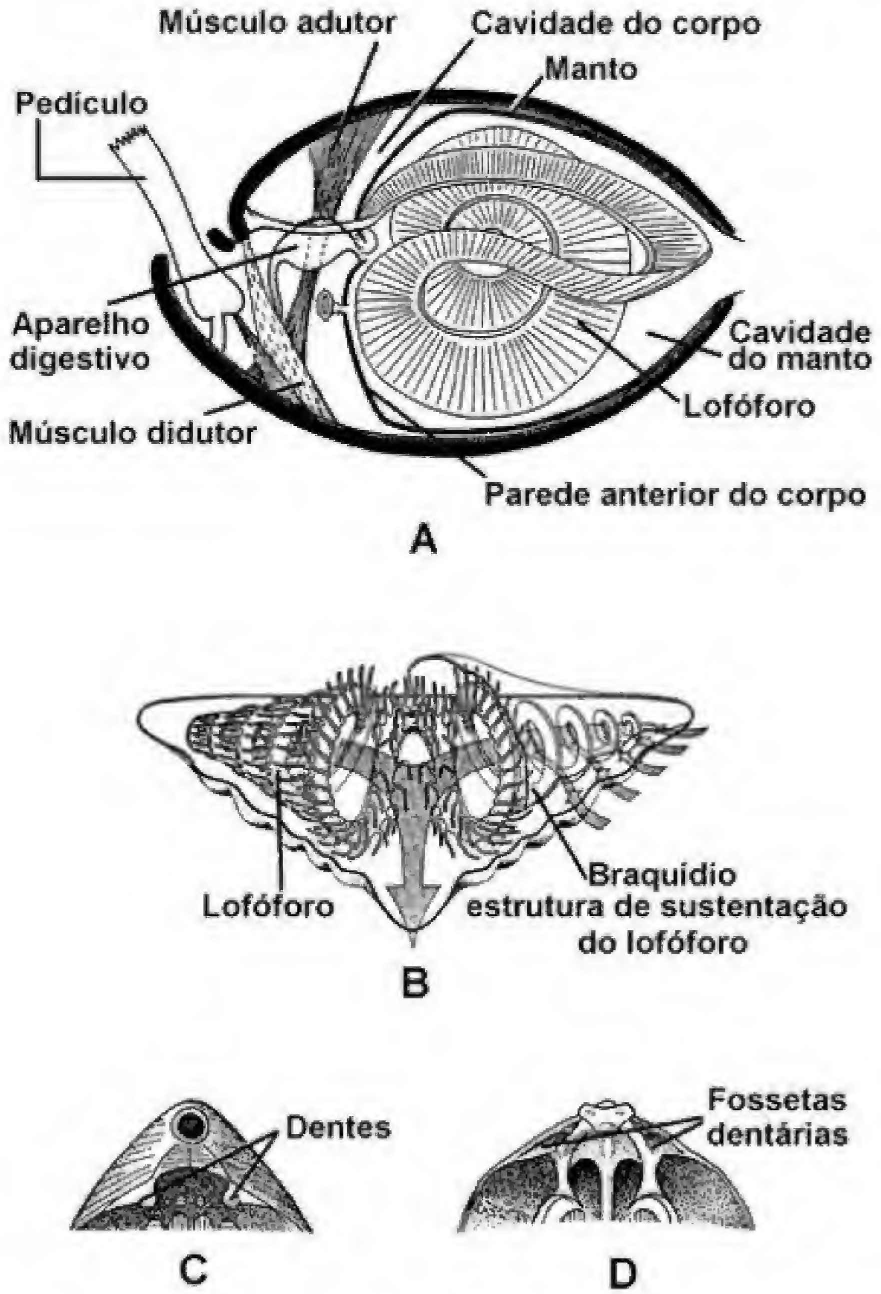


Figura 19.3 (A) Seção mediana simplificada de braquiópode articulado (modificado de Clarkson, 1986). (B) Lofóforo de um Spiriferida; as setas indicam os sentidos das correntes de água inalantes e exalante (modificado de Vogel, 1986). (C-D) Interior ventral e dorsal de um Terebratulida mostrando a localização dos dentes e fossetas dentárias (modificado de Clarkson, 1986).

O lofóforo consiste em dois lobos de tecido mole (**braquia**) que se projetam a partir da boca do animal. Cada lobo é percorrido por um **sulco alimentar** e guarnecido com fileiras de filamentos (cílios). O batimento dos filamentos do lofóforo drena água com nutrientes e oxigênio para dentro da cavidade do manto, seleciona e aprisiona a matéria nutritiva, transportando-a para a boca, através do sulco alimentar. O lofóforo auxilia também na respiração (figuras 19.3A-B, 19.4A).

Nas conchas muito jovens e em espécies de pequeno porte o lofóforo tem forma aproximadamente circular. Nos braquiópodes de maior tamanho pode se desenvolver bastante, assumindo diferentes formas, enrolando-se ou pregueando-se (figura 19.4B).

O lofóforo pode ou não ser sustentado por estruturas rígidas de formas e complexidades variadas, constituídas por projeções da concha desenvolvidas no interior da valva dorsal, entre as quais destaca-se o **braquídio** (figura 19.3B). Nem sempre a forma do braquídio reflete a forma do lofóforo. Enquanto a possibilidade de fossilização do lofóforo é muito remota, braquídios frequentemente se conservam nos fósseis.

Os braquiópodes podem se fixar ao substrato por um órgão chamado pedículo (figuras 19.1A-D e 19.3A), cuja função assemelha-se mais a de um apêndice do que a um pedúnculo, já que é capaz de ajustar a posição do organismo em relação ao ambiente externo. Os movimentos do pedículo são sempre direcionados para manter o braquiópode em uma posição estável na interface água–substrato, requisito essencial para um organismo suspensívoro. O pedículo está adaptado de diferentes formas para atender a esta necessidade e suas adaptações diferem com a energia do ambiente. Nos primeiros estágios do desenvolvimento dos articulados, o pedículo emerge através de duas aberturas nas valvas ventral e dorsal chamadas **deltírio** e **nototírio**, respectivamente. O desenvolvimento subsequente do animal pode apenas aumentar essas duas estruturas sem modificá-las, o que comumente ocorre nos braquiópodes do Paleozoico inferior. Formas geologicamente mais jovens, entretanto, à medida que crescem podem ter essas aberturas parcial ou totalmente fechadas por pequenas placas de concha entre as quais as mais comuns são o **deltídio** na valva ventral, o **quilídio** na valva dorsal e o **pseudodeltídio** na valva ventral dos Strophomenata. Em alguns grupos de braquiópodes como os Terebratulida, após o fechamento do deltírio por placas deltidiais, ocorre um processo de reabsorção da concha formando-se um orifício situado no bico da valva ventral, o **forâmen**, por onde o pedículo emerge (figura 19.5A-D).

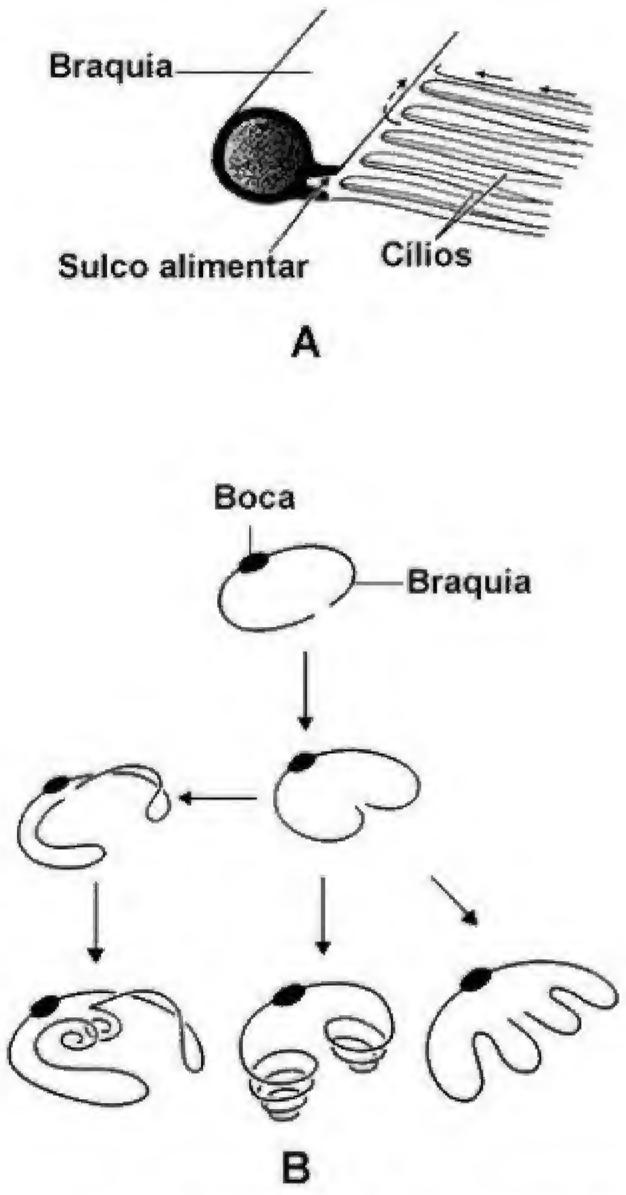


Figura 19.4 (A) Detalhe de uma braquia (modificado de Clarkson, 1986). (B) Principais tipos de lofóforo (modificado de Rowell & Grant, 1987).

Alguns grupos de braquiópodes, quando adultos, têm seus pedículos atrofiados, fixando-se através de **espinhos**, por cimentação direta da concha ao substrato, ou jazendo livremente sobre o fundo oceânico (figura 19.1D-H).

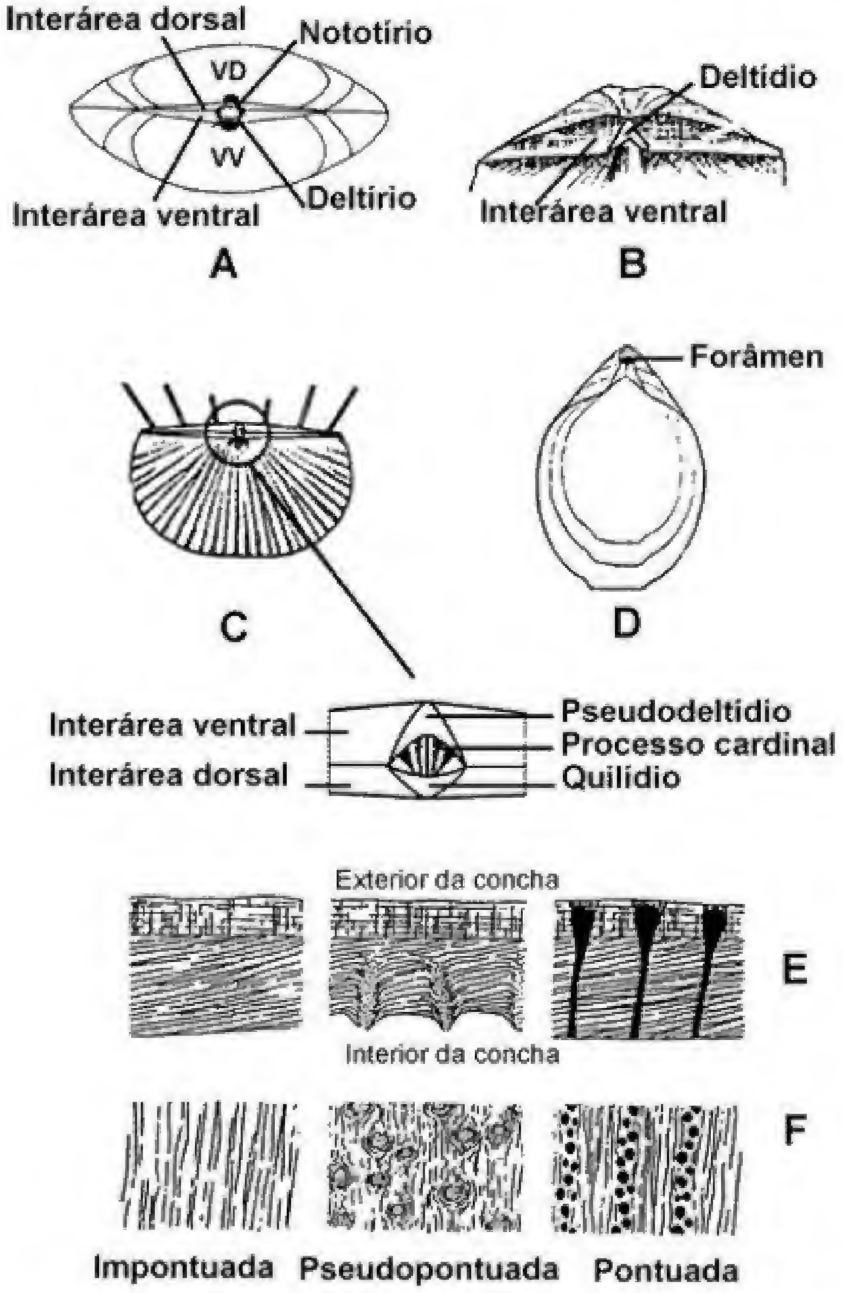

Interárea dorsal
Nototírio
VD
VV
Interárea ventral
Deltírio
A
Deltídio
Interárea ventral
B
C
Forâmen
D
Interárea ventral
Interárea dorsal
Pseudodeltídio
Processo cardinal
Quilídio
Exterior da concha
Interior da concha
E
F
Impontuada
Pseudopontuada
Pontuada

Figura 19.5 (A-D) Tipos de aberturas para saída do pedículo e placas que as recobrem parcial ou totalmente (modificado de Moore, 1952; Williams & Rowell, 1965; Camacho, 1974, Racheboeuf, 1981). (E-F) Tipos de estrutura de concha dos articulados: (E) seções longitudinais, (F) Seções tangenciais (segundo Moore, 1952).

A abertura e o fechamento da concha se realizam através da ação de músculos, auxiliados, nos braquiópodes articulados, pelo mecanismo articulatório constituído por dois **dentes** na valva ventral e duas **fossetas dentárias** na valva dorsal. Alguns grupos perdem o mecanismo articulatório ou o substituem por uma fileira de **dentículos** (figura 19.3C-D).

Um par de **músculos adutores** contraídos mantêm a cocha dos articulados fechada. Quando relaxam, um par de **músculos didutores** se contraem abrindo a concha (figura 19.3A). Os inarticulados possuem um sistema muscular mais complexo, constituído de músculos adutores e **oblíquos**, entre outros. Não possuem didutores (figura 19.6B-C).

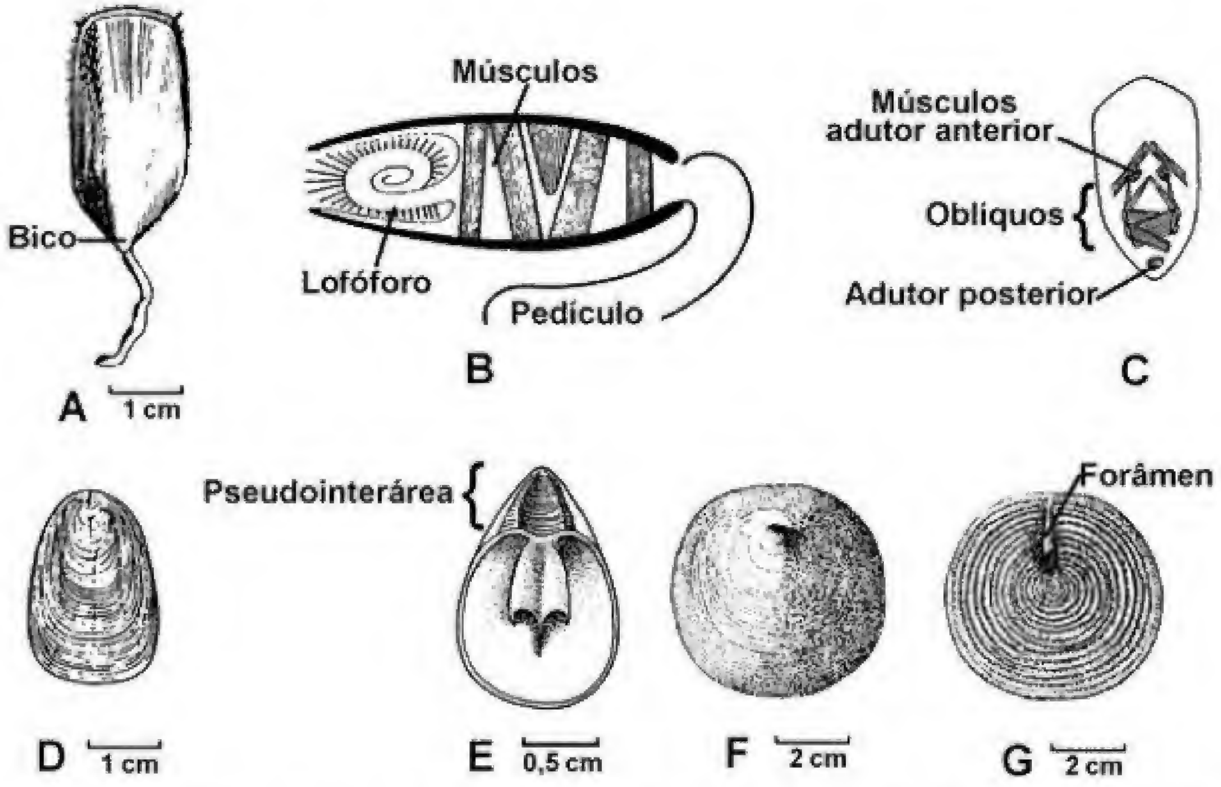

Bico
A
1 cm
Músculos
Lofóforo
Pedículo
B
Músculos
adutor anterior
Oblíquos
Adutor posterior
C
Pseudointerárea
Forâmen
D
1 cm
E
0,5 cm
F
2 cm
G
2 cm

Figura 19.6 Ordem Lingulida: (A-D) *Lingula*, (A) espécimen recente em posição de vida, (B) seção longitudinal mediana, (C) interior dorsal, (D) Lingulida fóssil do Devoniano. (E) *Trimerella*, interior ventral. (F-G) *Orbiculoidea*, (F) vista dorsal externa, (G) vista ventral externa (modificado de Moore, 1952; Mendes, 1977; Clarkson, 1986; Vogel, 1986).

Os músculos em geral não se fossilizam, mas as regiões em que se fixam à superfície interna das valvas ficam marcadas pelas chamadas **cicatrizes musculares**. Estas últimas variam nos diferentes grupos de braquiópodes, auxiliando na classificação dos mesmos (figura 19.7B-C, E-F).

A concha do braquiópode é o material de trabalho do paleontólogo, já que as partes moles normalmente não se fossilizam. Frequentemente, encontram-se apenas os moldes das valvas no sedimento. Em outros casos, a concha se fossiliza, mantendo sua composição mineralógica original ou substituída por outro mineral.

A concha da maioria dos inarticulados vivos e fósseis é quitino-fosfática, embora alguns possuam conchas calcárias. Sua ultraestrutura, visualizada ao microscópio, varia nos diferentes *taxa*.

A concha de todos os articulados é calcária, constituída principalmente de calcita. Possui três camadas estruturalmente diferentes: o **perióstraco**, camada orgânica delgada que reveste a superfície externa da concha, normalmente ausente nos fósseis; a **primária** (ou camada calcária externa) e a **secundária** (ou camada calcária interna).

Muitos articulados possuem numerosas perfurações cilíndricas chamadas **pontos** (*punctae*) que penetram na parede da concha, a partir de sua superfície interna sem atravessá-la inteiramente. Alojam pequenas projeções do manto que armazenam compostos orgânicos. As conchas que possuem pontos são chamadas **pontuadas**. As que não possuem tais estruturas são chamadas **impontuadas** (figura 19.5E-F).

A camada interna da concha de alguns articulados pode apresentar deflexões cônicas atravessadas, ou não, por pequenas espículas calcárias. As conchas que contêm estas estruturas, chamadas **pseudopontos** (*pseudopunctae*), são ditas **pseudopontuadas** (figura 19.5E-F).

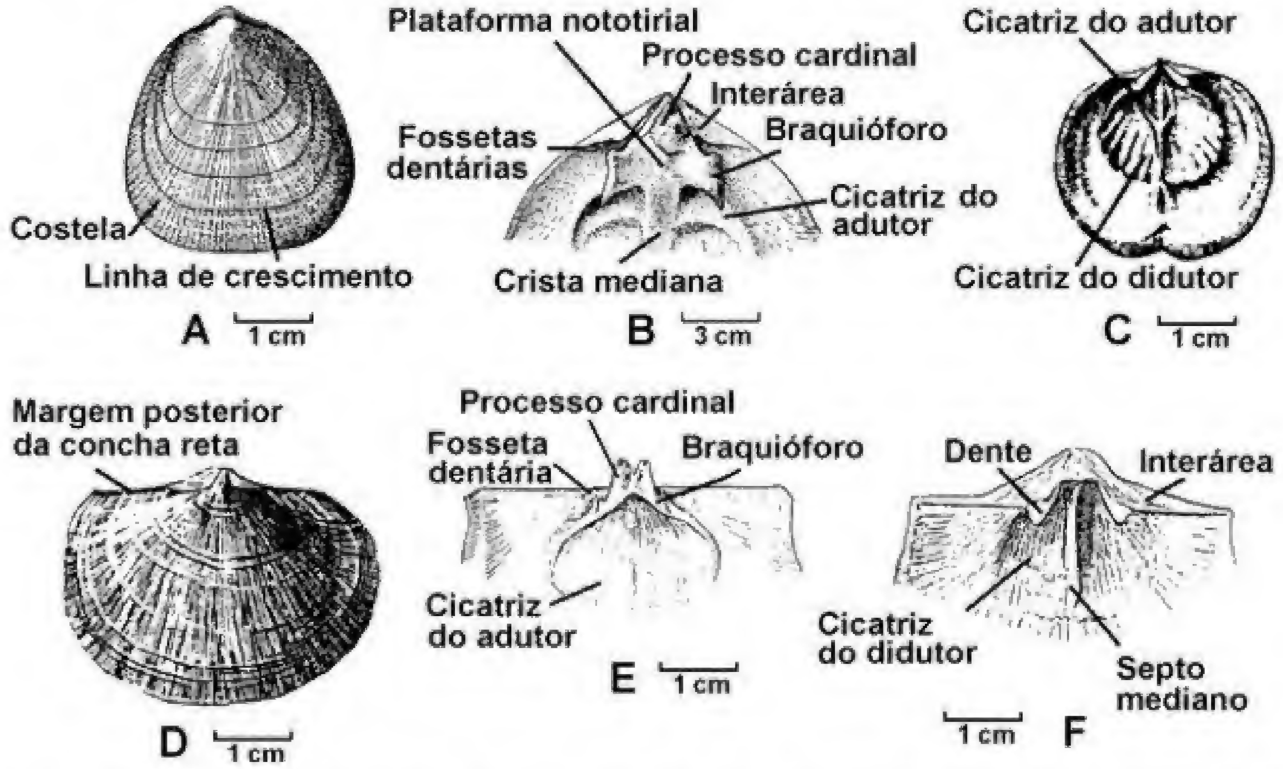


Figura 19.7 Ordem Orthida: (A-C) *Rhipidomella*, (A) vista ventral externa, (B) interior dorsal, (C) interior ventral. Subordem Orthotetidina: (D-F) *Derbyia*. (D) vista dorsal externa, (E) interior dorsal, (F) interior ventral (modificado de Moore, 1952; Mendes, 1977; figuras (E) e (F) desenhadas por José Henrique Gonçalves de Melo).

Alguns braquiópodes apresentam homeomorfia externa. Em outras palavras, conchas externamente iguais ou muito semelhantes podem possuir feições morfológicas internas diferentes, pertencendo a *taxa* diversos. O conhecimento das feições internas da concha é portanto fundamental para a classificação taxômica correta.

Classificação

Os braquiópodes foram considerados por longo tempo um filo (Brachiopoda) dividido em duas classes: Inarticulata e Articulata. Williams *et alii* (1996), através da análise filogenética, na qual incorporaram dados morfológicos, anatômicos e ontogenéticos, obtidos recentemente, estabeleceram novas relações de parentesco e uma nova classificação para o filo. Subdividiram-no em três subfilos (Linguliformea, Craniiformea e Rhynchonelliformea) e oito classes. Embora os termos formais Inarticulata e Articulata tenham se tornado superados, na linguagem coloquial é correto referir-se aos dois primeiros subfilos como "braquiópodes inarticulados" e ao terceiro como "braquiópodes articulados". Uma versão simplificada da classificação de Williams *et alii* (2000), com ênfase nos grupos taxonômicos ocorrentes no Brasil, a qual foram adicionados dados retirados de Rowell & Grant (1987), Holmer *et alii* (1995), Clarkson (1998) e Prothero (1998), é apresentada a seguir. Os termos morfológicos, empregados nas descrições dos *taxa*, encontram-se definidos em um glossário no final deste item.

- Filo Brachiopoda (Cambriano–Recente)
  - Subfilo Linguliformea (Cambriano–Recente)
    - Classe Lingulata (Cambriano–Recente)
      - Ordem Lingulida (Cambriano–Recente)
  - Subfilo Craniiformea (Cambriano–Recente)
  - Subfilo Rhynchonelliformea (Cambriano–Recente)
    - Classe Strophomenata (Cambriano–Permiano)
      - Ordem Strophomenida (Ordoviciano–Carbonífero)
      - Ordem Productida (Ordoviciano–Permiano)
      - Ordem Orthotetida (Ordoviciano–Permiano)

    - Classe Rhynchonellata (Cambriano–Recente)
      - Ordem Orthida (Cambriano–Permiano)
      - Ordem Pentamerida (Cambriano–Devoniano)
      - Ordem Rhynchonellida (Ordoviciano–Recente)
      - Ordem Athyridida (Ordoviciano–Jurássico)
      - Ordem Spiriferida (Ordoviciano–Permiano)
      - Ordem Terebratulida (Devoniano–Recente)
      - Ordem Incerta

A. Subfilo Linguliformea

(Cambriano–Recente)

Concha de composição organofosfática, com camada secundária estratiforme e sem estruturas de articulação. Pedículo muscular emergindo entre as valvas ou do ápice de uma delas.

Classe Lingulata

(Cambriano–Recente)

Concha organofosfática, inarticulada. Musculatura composta por um músculo adutor posterior, três ou quatro pares de músculos oblíquos e um par de adutores anteriores. Mecanismo de abertura e fechamento da concha efetuado pelos músculos. Pedículo muscular. Lofóforo sem estrutura de sustentação.

Ordem Lingulida

(Cambriano–Recente)

Superfamília Linguloidea

(Cambriano–Recente)

Os Linguloidea possuem conchas de tamanho pequeno a grande. Os adultos, em muitas espécies viventes, medem de quatro a cinco centímetros de comprimento. A grande maioria apresenta concha de fosfato de cálcio e quitina, suavemente biconvexa com contorno circular, triangular ou alongado. Bicos marginais. Pseudointeráreas ventral e dorsal bem desenvolvidas nas formas do Paleozoico Inferior, mas muito reduzidas nas espécies viventes. Pseudointerárea ventral dividida por um sulco pedicular. Pseudointerárea dorsal com uma depressão triangular média. O pedículo emerge entre as extremidades posteriores das valvas nas espécies fosfáticas (figuras 19.6A-E e 19.16A).

Os Linguloidea são excepcionalmente bem adaptados a seu nicho: escavadores em ambientes de intermarés a submaré rasa. Conservaram-se praticamente sem mudanças morfológicas na concha, desde seu aparecimento no Cambriano até os dias atuais. São os únicos braquiópodes viventes endobiontes.

Inarticulados atribuídos ao gênero *Lingula* foram assinalados no Siluriano e Devoniano da Bacia do Amazonas, no Devoniano da Bacia do Parnaíba, no Devoniano e Permo-Carbonífero da Bacia do Paraná, tanto no Estado do Paraná como em Mato Grosso (Rathbun, 1874; 1879; Clarke, 1899; Kegel, 1953; Mendes, 1977; Bosetti, 1989; Bosetti & Quadros, 1996). Holmer & Bengtson (1996) atribuíram, com dúvida, uma espécie de inarticulado, presente no Cretáceo da Bacia de Sergipe, ao gênero *Lingularia*.

Superfamília Discinoidea

(Ordoviciano–Recente)

Os Discinoidea possuem concha redonda. Seu pedículo emerge (ao menos nas formas jovens) através de uma abertura triangular na margem posterior da valva pedicular (figuras 19.6F-G e 19.16B).

Orbiculoidea é o gênero mais conhecido no Brasil. Ocorre em estratos silurianos, devonianos e carboníferos da Bacia do Amazonas, em estratos devonianos da Bacia do Parnaíba e em estratos devonianos e Permo-Carboníferos da Bacia do Paraná, tanto no Estado do Paraná como em Mato Grosso (Rathbun, 1874; 1879; Clarke, 1899; 1913; Kegel, 1953; Mendes, 1977; Bosetti & Quadros, 1996; Anelli, 1999).

B. Subfilo Craniiformea

(Cambriano–Recente)

Concha de composição organocarbonática, com camada secundária laminar e sem estruturas de articulação. Pedículo reduzido ou ausente.

C. Subfilo Rhynchonelliformea
(Cambriano–Recente)

Concha de composição organocarbonática com camada secundária fibrosa e estruturas de articulação constituídas por dentes na valva ventral e fossetas dentárias na valva dorsal, em alguns casos perdidos secundariamente. Pedículo sem um núcleo celomático e aparentemente atrofiado em algumas formas fósseis. Sistema de músculos didutores que controlam a abertura da concha em torno de uma charneira definida pelas interáreas.

Os Rhynchonelliformes são muito mais abundantes (cerca de 95% das formas de braquiópodes) do que os Linguliformea e Craniiformea. Surgiram juntamente com os outros dois subfilos no Cambriano Inferior, mas só se tornaram abundantes numa radiação ocorrida no início do Ordoviciano.

Classe Strophomenata
(Cambriano–Permiano)

Concha normalmente côncavo-convexa ou plano-convexa, estrófica, pseudopontuada. Interáreas ventral alta e dorsal reduzida. Deltírio e nototírio recobertos de diferentes maneiras por pseudodeltídio e quilídio. Forâmen pedicular frequentemente fechado. Espinhos tubulares desenvolvidos unicamente nos Productida do Neopaleozoico. Dentes simples perdidos em algumas formas. Fossetas dentárias comumente definidas por cristas planas. Processo cardinal de forma variável. Suportes do lofóforo raramente presentes.

A classe Strophomenata engloba um grande e diversificado grupo de braquiópodes extintos e provavelmente confinados na era Paleozoica. Entre suas diferentes formas, destacamos os Strophomenida, Orthotetida e Productida, por possuírem representantes nos sedimentos paleozoicos brasileiros.

Ordem Strophomenida
(Ordoviciano–Carbonífero)

Os Strophomenida possuem concha normalmente côncavo-convexa, lisa ou com costelas finas. Dentes simples, reduzidos ou modificados.

Superfamília Strophomenoidea
(Ordoviciano–Carbonífero)

Os Strophomenoidea podem ser reconhecidos por apresentarem concha plano-convexa a levemente côncavo-convexa, com linha de charneira larga. Possuem costelas finas. Os dentes e fossetas dentárias são frequentemente substituídos por numerosos dentículos dispostos ao longo da linha de charneira (figura 19.16C-D).

Os gêneros *Protoleptostrophia* e *Megastrophia* são encontrados nos arenitos devonianos da Bacia do Amazonas (Formação Maecuru) (Rathbun, 1879; Katzer, 1903 e Carvalho, 1975). São formas cuja articulação convencional foi substituída por dentículos ao longo da linha de charneira.

Ordem Orthotetida
(Ordoviciano–Permiano)

Subordem Orthotetidina
(Ordoviciano–Permiano)

Os Orthotetidina são pouco diferenciados. As formas brasileiras possuem concha biconvexa, interárea ventral bem desenvolvida, abertura do pedículo fechada, dentes e fossetas dentárias bem desenvolvidos. Ornamentação constituída por costelas finas (figuras 19.7D-F e 19.16E).

No Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba) ocorrem espécies dos gêneros *Derbyia*, *Tapajotia* e *Kiangsiella* (Derby, 1874; Dresser 1954; Mendes, 1956a; Fonseca, 1990).

Ordem Productida
(Ordoviciano–Permiano)

Subordem Chonetidina
(Ordoviciano–Permiano)

A principal característica dos Chonetidina é o desenvolvimento de espinhos tubulares na margem posterior da interárea ventral, com exceção dos representantes da família Anopliidae (figuras 19.8A-C e 19.17A-B).

Rathbun (1874, 1879) descreveu formas de Chonetidina presentes no Devoniano da Bacia do Amazonas (formações Maecuru e Ererê). A presença do gênero *Eolissochonetes* é assinalada no Carbonífero (Formação Itaituba) da mesma bacia por Fonseca (1990). O gênero *Pleurochonetes* foi identificado no Devoniano da Bacia do Parnaíba (Formação Cabeças) por Fonseca (1994). Clarke (1913) descreveu espécies de Chonetidina do Devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa).

Subordem Productidina
(Devoniano–Permiano)

Os Productidina possuem concha modificada, com convexidade acentuada. Algumas formas apresentam um prolongamento extenso da margem anterior das valvas (cauda). Desenvolvem espinhos numerosos, elaborados, por vezes muito longos e presentes em qualquer região da concha. Abertura da concha para saída do pedículo fechada nos adultos. Algumas formas adultas perdem os dentes, fossetas dentárias e interáreas (figuras 19.8D-F e 19.17C-D).

Os Productidina são os braquiópodes mais abundantes do Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba), onde ocorrem espécies dos gêneros *Duartea*, *Brasilioproductus*, *Buxtonioides* e *Linoproductus*, entre outros (Derby,1874; Katzer, 1903; Mendes,1959, 1961). Espécies dos gêneros *Eomarginifera*, *Buxtonia* e *Linoproductus* ocorrem no Carbonífero da Bacia do Parnaíba (Formação Piauí) (Anelli, 1999).

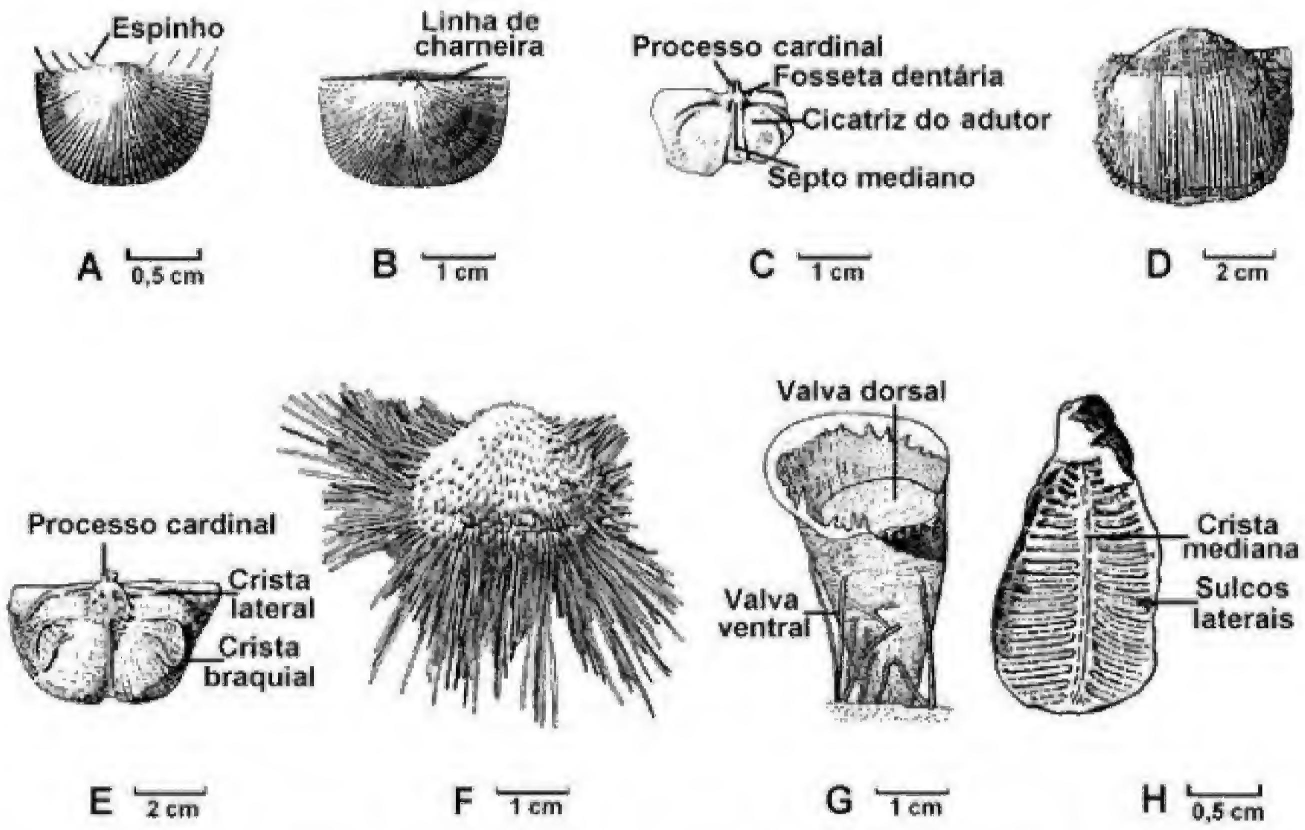


Figura 19.8 Subordem Chonetidina (A-C): (A) Vista ventral externa, mostrando os espinhos; (B-C) *Pleurochonetes*, (B) vista dorsal externa, (C) interior dorsal. Subordem Productidina (D-G): (D-E) *Dictyoclostus*, gênero muito semelhante a *Brasilioproductus*, (D) vista ventral externa, (E) interior dorsal; (F) *Waagenoconcha*, forma do Permiano com espinhos conservados. (G) *Pronichthofenia*, Productida aberrante com forma semelhante a de um coral. Subordem Lyttoniidina: (H) interior pedicular (modificado de Clarke, 1913; Moore, 1952; Grant, 1966a; Black, 1975).

Entre as formas altamente modificadas dos Productida destacam-se os Richthofenioidea, formas recifais que se assemelham a corais (figura 19.8G) e os Lythonioidea. Estes últimos possuem a valva dorsal vestigial e a ventral variando em forma, desde um cone irregular a uma placa achatada com septos lobados internos. Lofóforo sustentado por uma placa lobada com o mesmo contorno dos septos da valva ventral (figura 19.8H).

Classe Rhynchonellata
(Cambriano–Recente)

Concha biconvexa, impontuada ou pontuada, estrófica ou astrófica. Fossetas dentárias flanqueadas por braquióforos ou suportadas por placas que formam estruturas complexas na cardinália. Pedículo emergindo pelo deltírio ou forâmen. *Crura* presente em alguns grupos, normalmente estendendo-se como um braquídio espiralado ou em forma de laço.

A classe Rhynchonellata, como atualmente definida, constitui-se no maior grupo de braquiópodes. Engloba diversas ordens com representantes recentes e extintos. Entre elas, destacamos os Orthida, Pentamerida, Rhynchonellida, Atrypida, Spiriferida, Athyridida e Terebratulida. Todos, com exceção dos Pentamerida, possuem representantes nas bacias sedimentares brasileiras.

Ordem Orthida
(Cambriano–Permiano)

Os Orthida possuem concha estrófica. Valvas biconvexas, a ventral mais profunda, normalmente ornamentadas por costelas. Cardinália variável, a mais comum constituída por um espessamento do fundo da valva (plataforma nototirial), portando uma lâmina média ou processo cardinal bilobado; braquióforos em forma de lâmina, estendendo-se das margens do nototírio anteromedianamente para formar os bordos proximais das fossetas dentárias, algumas vezes suportados por placas subverticais que se estendem até o fundo da valva; fossetas dentárias escavadas na concha ou limitadas por placas laterais. Concha impontuada ou pontuada. Nos Orthida mais primitivos, o processo cardinal pode estar ausente. A maioria dos Orthida possui deltírio e nototírio abertos (figuras 19.7A-C e 19.16F).

Uma espécie de Orthida atribuída ao gênero *Dalmanella*, do Siluriano da Bacia do Amazonas (Formação Trombetas), foi descrita por Clarke (1899). Belos exemplares do gênero *Rhipidomella* do Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba) foram descritos por Mendes (1956a).

Ordem Pentamerida
(Cambriano–Devoniano)

Os Pentamerida possuem concha estrófica ou astrófica, acentuadamente biconvexa com bicos encurvados. A maioria possui o deltírio aberto e espondílio formado pela fusão das placas dentais na região apical da valva ventral. Braquióforos suportados por placas que se estendem até o fundo da valva dorsal. Fossetas dentárias definidas por placas. Concha impontuada, camada secundária fibrosa (figura 19.9E-H).

Ordem Rhynchonellida
(Ordoviciano–Recente)

Os Rhynchonellida possuem concha astrófica, biconvexa com dobra dorsal e sulco ventral. Interárea baixa, limitada à valva ventral. Deltírio parcialmente fechado por placas deltidiais. Placas dentais normalmente presentes na valva ventral. Placas exteriores da charneira separando fossetas dentárias bem definidas dos *crura* que suportam a base do lofóforo. Lofóforo espiralado. Camada da concha secundária fibrosa e impontuada, raramente pontuada (figuras 19.9A-D, 19.10A-C e 19.17E).

Muniz (1978) descreveu uma espécie do gênero *Camarotoechia* do Devoniano da Bacia de Jatobá (Formação Inajá). Do Carbonífero–Permiano da Bacia do Paraná (Grupo Tubarão), Mendes (1952) descreveu uma espécie do gênero *Rhynchopora*. Ocorrem Rhynchonellida de classificação incerta no Devoniano das bacias do Amazonas (formações Maecuru e Ererê) (Rathbun, 1874, 1879; Katzer, 1903; Melo, 1985) e Parnaíba (Formação Longá) (J.H.G. Melo, com. verbal, 1996).

No Siluriano da Bacia do Amazonas (Formação Trombetas) ocorre uma espécie do gênero *Anabaia* descrita por Clarke (1899). No Devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa), tanto no Estado do Paraná como em Mato Grosso, o gênero *Australocoelia* é extremamente comum (Clarke, 1913; Boucot & Gill, 1956; Bosetti & Quadros, 1996).

Ordem Spiriferida
(Ordoviciano–Permiano)

Os Spiriferida possuem concha estrófica, valvas biconvexas, interárea ventral e um braquídio espiralado bem desenvolvido com numerosas espiras direcionadas lateralmente ou posterolateralmente (figuras 19.10D-F, 19.17F e 19.18A-C).

O gênero *Acrospirifer* foi identificado no Devoniano da Bacia do Amazonas (Formação Maecuru) por Carvalho (1975). Representantes da família Mucrospiriferidae são encontrados tanto no Devoniano da Bacia do Amazonas (Formação Ererê) quanto nos sedimentos de mesma idade da Bacia do Parnaíba (Formação Cabeças). Mendes (1956b) descreveu uma espécie do gênero *Neospirifer* do Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba). O gênero *Australospirifer* ocorre no Devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa), tanto no Estado do Paraná como em Mato Grosso (Clarke, 1913; Bosetti & Quadros, 1996).

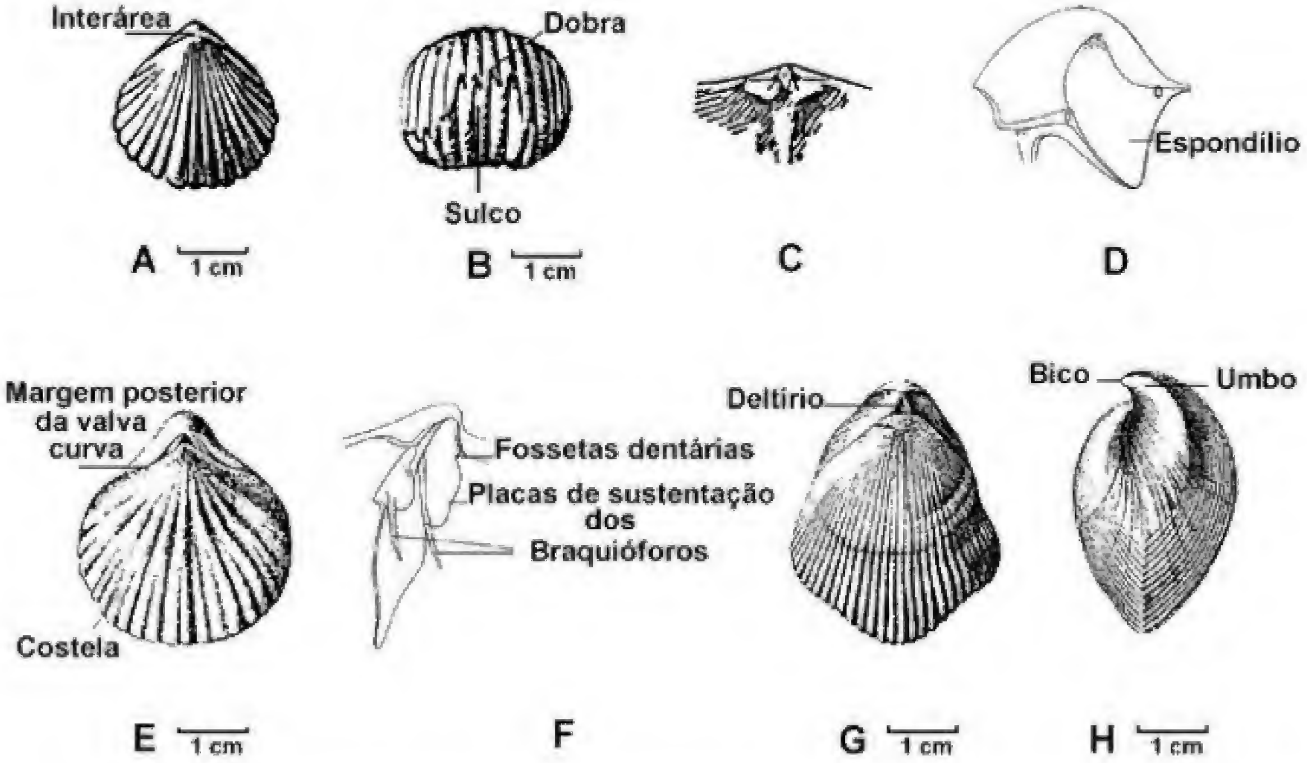


Figura 19.9 Ordem Rhynchonellida: (A-B) *Camarotoechia*, (A) vista dorsal, (B) vista anterior externa, mostrando dobra e sulco. (C) Outro Rhynchonellida, interior dorsal. Ordem Pentamerida: (D-F) *Gypidula*, (D) interior ventral, (E) vista dorsal externa, (F) interior dorsal. (G-H) *Conchidium*, (G) vista dorsal externa, (H) vista lateral (modificado de Moore, 1952; Williams & Rowell, 1965).

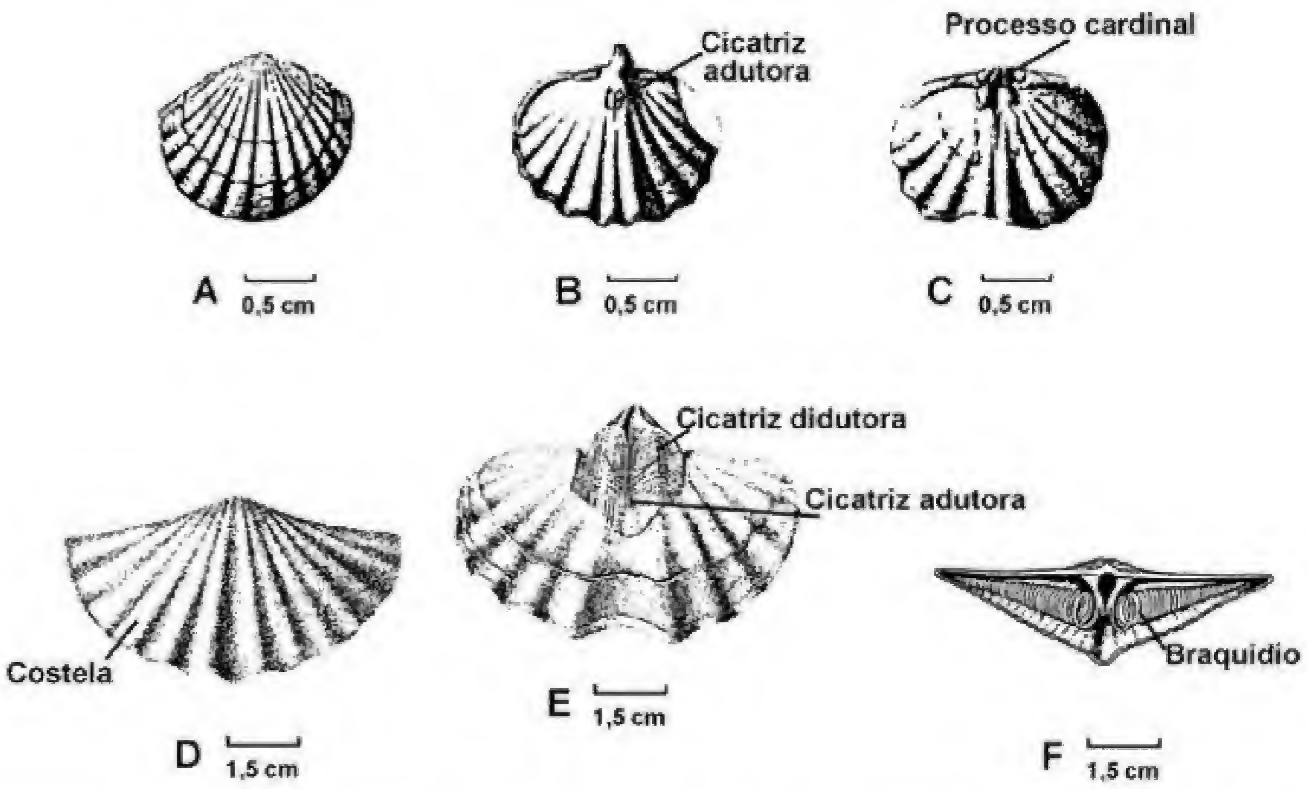

Cicatriz adutora
Processo cardinal
A 0,5 cm
B 0,5 cm
C 0,5 cm
Cicatriz didutora
Cicatriz adutora
Costela
Braquídio
D 1,5 cm
E 1,5 cm
F 1,5 cm

Figura 19.10 Ordem Rhynchonellida: (A-C) *Australocoelia*, (A) vista ventral externa, (B) interior ventral, (C) interior dorsal. Ordem Spiriferida: (D-E) *Australospirifer*, (D) vista ventral externa, (E) interior ventral. (F) Spiriferida, interior dorsal (modificado de Clarke, 1913; Katzer, 1903).

Ordem Athyridida
(Ordoviciano–Jurássico)

Os Athyridida possuem concha astrófica, biconvexa, ornamentada apenas por linhas de crescimento em muitas espécies. Braquídio espiralado bem desenvolvido direcionado lateralmente. Interáreas ventrais reduzidas (figura 19.11A-D).

Espécies dos gêneros *Cleiothyridina* e *Composita*, do Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba), foram descritas por Dresser (1954) e Mendes (1957), respectivamente.

Ordem Terebratulida
(Devoniano–Recente)

Os Terebratulida possuem concha astrófica, raramente estrófica, biconvexa. Interárea restrita à valva ventral. Abertura pedicular restringida por placas deltidiais. Braquídio em forma de laço suportando parcial ou inteiramente o lofóforo. Concha pontuada, camada secundária da concha fibrosa (figuras 19.12 A-F e 19.18D-E).

A maior parte dos braquiópodes viventes pertence a esta ordem.

Rathbun (1879) identificou o gênero *Amphigeniana* Formação Maecuru e Carvalho (1975) o gênero *Podolella* na Formação Ererê, Devoniano da Bacia do Amazonas. Na Bacia do Paraná ocorrem os gêneros *Paranaia* e *Derbyina* (Clarke,1913). Mendes (1957) descreveu o gênero *Petria* do Carbonífero da Bacia do Amazonas (Formação Itaituba). Oliveira (1939) registrou a presença de um Terebratulida do gênero *Magas* no Cretáceo da Bacia de Sergipe.

Em algumas praias do Estado do Rio de Janeiro (Itaipuaçu e Cordeirinho) podem ser encontradas conchas de Terebratulida recentes do gênero *Bouchardia*.

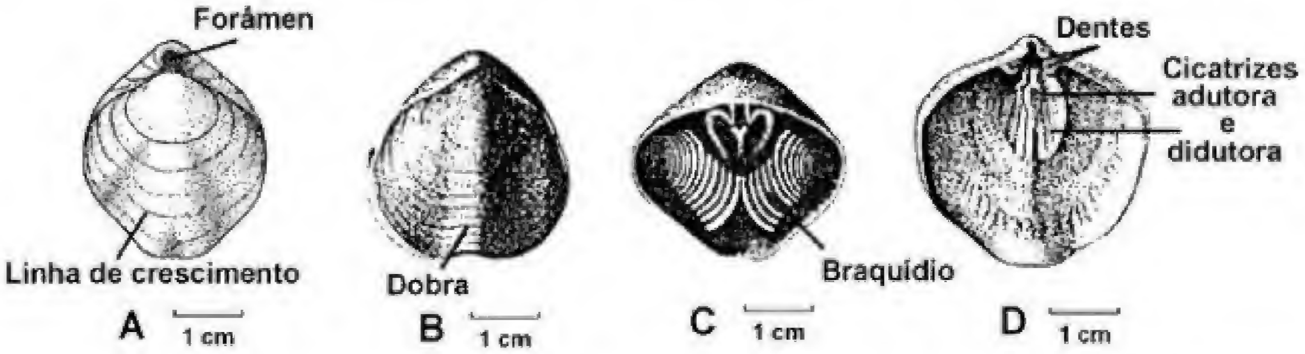

Forâmen
Linha de crescimento
Dobra
Braquídio
Dentes
Cicatrizes adutora e didutora
A 1 cm
B 1 cm
C 1 cm
D 1 cm

Figura 19.11 Ordem Athyridida: (A) *Composita*, vista dorsal exterior. (B-C) *Meristina*, (B) vista dorsal exterior, (C) interior dorsal. (D) *Athyris*, interior ventral (modificado de Moore, 1952; Black, 1975).

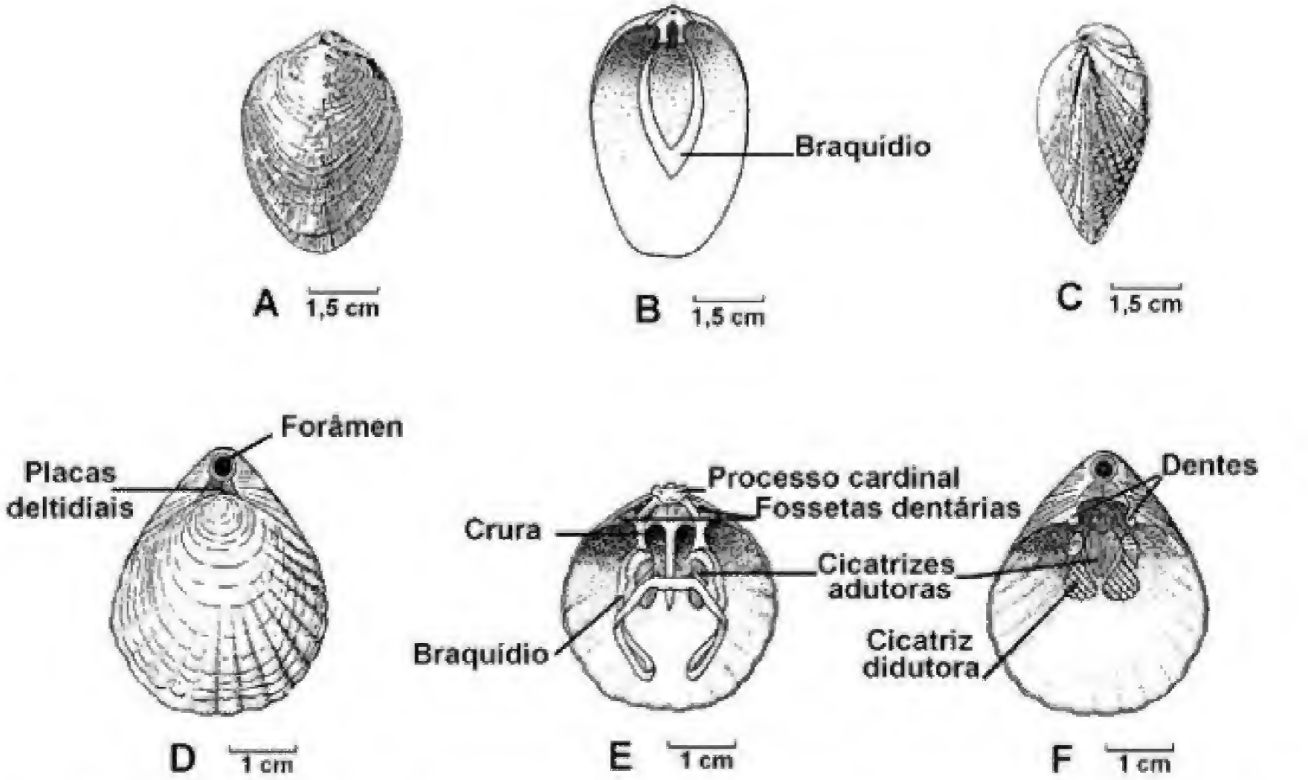

Braquídio
A 1,5 cm
B 1,5 cm
C 1,5 cm
Forâmen
Placas deltidiais
Crura
Processo cardinal
Fossetas dentárias
Braquídio
Cicatrizes adutoras
Cicatriz didutora
Dentes
D 1 cm
E 1 cm
F 1 cm

Figura 19.12 Ordem Terebratulida: (A-C) *Amphigenia*, (A) vista dorsal exterior, (B) interior dorsal, (C) vista lateral; (D-F) *Magellania* (braquiópode recente), (D) vista dorsal exterior, (E) interior dorsal, (F) interior ventral (modificado de Moore, 1952; Clarkson, 1986).

Ordem Incerta
Família Tropidoleptidae (Devoniano)

A essa família pertence o gênero *Tropidoleptus* que apresenta valvas transversas, subquadradas, côncavo-convexas a plano-convexas e costeladas. Na valva ventral possui dentes grandes suportados por placas dentais fortes e músculos didutores grandes e flabelados, flanqueando adutores estreitos. Na valva dorsal apresenta um processo cardinal alto e complexo sobre uma espessa plataforma nototiral, um par de longas *crura* com apófises e septo mediano espesso. Concha endopontuada (figura 19.16F).

Os indivíduos desse gênero constituem um grupo de braquiópodes cosmopolitas comum no

Devoniano, mas de difícil classificação devido ao conjunto de seus caracteres morfológicos. Já foi referido aos Orthida, Strophomenida e Terebratulida.

> O gênero *Tropidoleptus* foi assinalado no Devoniano das bacias do Amazonas (formações Maecuru e Ererê), Parnaíba (formações Pimenteira e Cabeças) e Paraná (Grupo Chapada) por Rathbun (1874, 1879), Carvalho (1975), Kegel (1953) e Fonseca & Melo (1987).

Glossário de Termos Morfológicos

Astrófica – Concha constituída por valvas que possuem as margens posteriores curvas. Não possui linha de charneira reta (figura 19.9E, G).

Bico – Ápice das valvas, parte mais aguda do umbo (figuras 19.6A e 19.9H).

Braquióforos – Par de projeções de concha, em forma de espículas ou lâminas, que flanqueiam as fossetas dentárias. Podem ter sustentado o canal alimentar, mas não eram suficientemente longos para sustentar o lofóforo (figuras 19.7B, E e 19.9F).

Cardinália – Conjunto de feições internas da região posterior da valva dorsal constituído normalmente pelo processo cardinal, *crura* ou braquióforos, fossetas dentárias e as placas que as delimitam (figura 19.7B, E).

Costelas – Cristas radiais que se iniciam no bico ou umbo e se estendem normalmente por todo comprimento da superfície externa das valvas (figuras 19.7A, 19.9E e 19.10D).

Crura (singular Crus) – Par de projeções, em forma de lâmina, homólogas aos braquióforos, que se estendem da cardinália para dar suporte às extremidades posteriores do lofóforo; podem também sustentar as lâminas descendentes do braquídio em forma de laço dos Terebratulida (figura 19.12E).

Dobra – Elevação radial da superfície da valva, externamente convexa, geralmente única e mediana (figuras 19.9B e 19.11B).

Espondílio – Estrutura côncava, resultante da fusão das placas dentais, que se desenvolve na região apical da valva ventral para acomodar o campo muscular ventral (figura 19.9D).

Estrófica – Concha constituída por valvas que possuem as margens posteriores retas, paralelas ao eixo da charneira, formando uma linha de charneira reta (figuras 19.7D e 19.8B).

Interárea – Região triangular curva ou plana, localizada entre o bico e a margem posterior da concha de muitos articulados (figuras 19.5A-C e 19.7B, F).

Linhas de crescimento – Linhas concêntricas presentes na superfície externa da concha, que marcam os períodos de interrupção temporária de seu crescimento (figuras 19.7A e 19.11A).

Placas deltidiais – Par de placas que se desenvolvem a partir de cada margem lateral do deltírio em direção ao centro do mesmo, fechando-o parcial ou totalmente (figura 19.12D).

Placas dentais – Placas de concha dispostas de maneira variável, que se estendem da região inferior dos dentes até o fundo da valva.

Placas exteriores da charneira – Par de placas côncavas ou suborizontais, presente na cardinália, separando as cristas internas que definem as fossetas dentárias da base dos *crura*.

Plataforma nototirial – Espessamento do fundo da valva braquial, na região umbonal, que se desenvolve entre as bases do braquióforos e suporta o processo cardinal (figura 19.7B).

Processo cardinal – Projeção de concha, bilobada ou em forma de lâmina, situada na região mediana da extremidade posterior da valva dorsal, que separa ou serve de apoio às extremidades dos músculos didutores (figuras 19.7B, E, 19.8C, E e 19.10C).

Pseudointerárea – Achatamento da região posterior das valvas dos inarticulados (figura 19.6E).

Sistema pedicular – Compreende o pedículo e os músculos a ele associados.

Sulco – Depressão radial da superfície da valva, externamente côncava, geralmente única e mediana (figura 19.9B).

Umbo – Porção mais proeminente de cada valva na região posterior da concha (figura 19.9H).

Distribuição Estratigráfica

Os braquiópodes evoluíram rapidamente e com grande diversidade de formas, tendo sido muito abundantes nos mares paleozoicos. Cada período desta era possui uma composição faunística única de braquiópodes, tornando possível a identificação de suas idades relativas (figura 19.13).

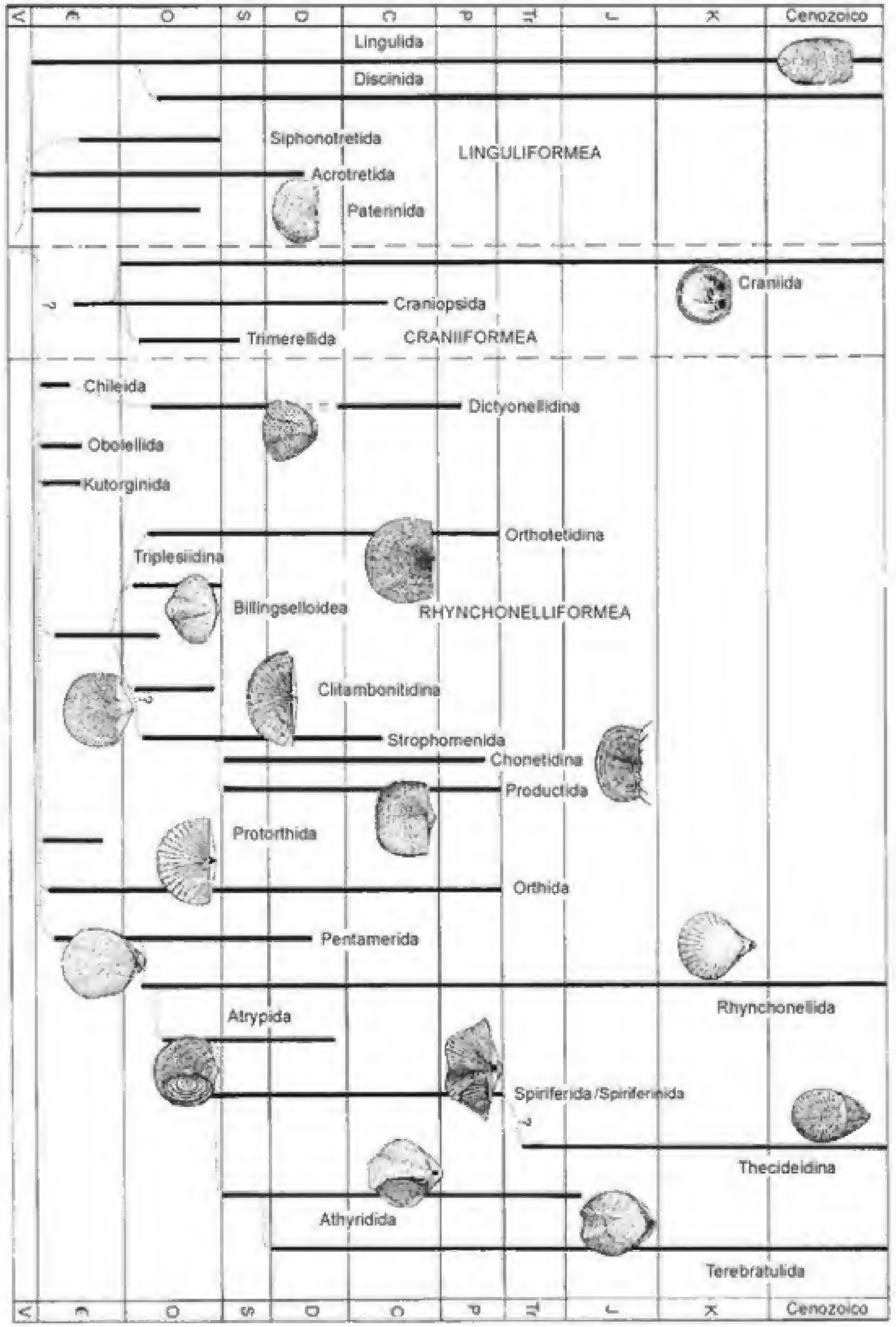


Figura 19.13 Amplitude estratigráfica dos principais *taxa* de braquiópodes (modificado de Clarkson, 1998).

Os primeiros braquiópodes surgiram já bem diversificados no Cambriano. Este período é caracterizado principalmente pela presença de quase todos os grupos de Linguliformea, alguns grupos exclusivamente cambrianos de Rhynchonelliformea, além dos primeiros Orthida e Pentamerida.

Durante o Ordoviciano, os Rhynchonelliformea se diversificaram espetacularmente, passando a dominar o ambiente bentônico até o fim da era Paleozoica. Os Orthida atingiram seu apogeu. Surgiram numerosos Strophomenata, geralmente com conchas achatadas e sem espinhos.

O Siluriano é o período mais difícil de ser caracterizado por braquiópodes. Os grandes Pentamerida, grupo mais diagnóstico deste tempo, possuíram ocorrência restrita. Os Orthida e Strophomenata continuaram a dominar.

Foi no Devoniano que os braquiópodes atingiram seu apogeu. Representantes dos principais grupos viveram em relativa abundância, mas os Spiriferida dominaram.

No Carbonífero os braquiópodes declinaram em relação ao Devoniano. Os Strophomenata tornaram-se o grupo mais abundante e variado, representados sobretudo pelos Productida dotados de espinhos. Os Spiriferida ainda eram numerosos.

O Permiano foi o período de maior diversidade morfológica e ecológica dos braquiópodes. Os Strophomenata dominaram, apresentando grande variedade de Productida com espinhos, com conchas que lembram corais solitários e com conchas altamente modificadas, como os Lyttoniidina.

Há vários gêneros ou espécies de curta duração temporal que possibilitam o refinamento da datação dos estratos e, em certos casos, o estabelecimento de biozonas. Os Chonetidina, por exemplo, têm sido usados para estes fins, com sucesso.

O fato mais dramático da história dos braquiópodes ocorreu no limite Permiano–Triássico. Em um evento global que afetou muitos outros filos, a diversidade dos braquiópodes foi literalmente dizimada pela maior extinção em massa do Fanerozoico. As causas do evento de extinção Permo–Triássica têm sido muito debatidas e parecem complexas.

A partir da era Mesozoica, os estudos bioestratigráficos com os braquiópodes tornam-se mais difíceis. Os braquiópodes mesozoicos, por serem geralmente formas com longa duração geocronológica e de pequena amplitude geográfica, têm sua utilidade bioestratigráfica restrita a escalas locais.

Com a extinção dos grandes grupos paleozoicos, a fauna de braquiópodes dos mares mesozoicos e cenozoicos passou a ser dominada pelos Terebratulida e Rhynchonellida ao lado de poucos Lingulida.

Paleobiogeografia

Os braquiópodes articulados têm sido os organismos mais utilizados para a definição de unidades paleobiogeográficas marinhas de plataforma rasa dos períodos Siluriano e Devoniano (figura 19.14).

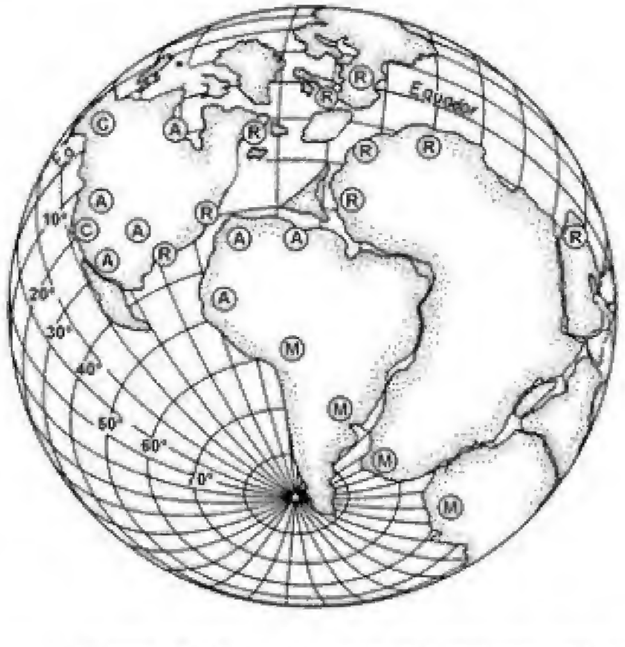


Figura 19.14 Uma reconstrução paleogeográfica do Eodevoniano. Grande parte dos atuais continentes encontrava-se submersa. No Brasil, mares epicontinentais cobriam as bacias sedimentares do Amazonas, Parnaíba e Paraná. As letras dentro dos círculos indicam locais onde foram encontrados braquiópodes fósseis pertencentes às seguintes unidades paleobiogeográficas marinhas: (A) domínio das Américas Orientais, (R) região Renano-Boêmia e (C) região Cordilheiriana (as duas últimas pertencentes ao domínio do Velho Mundo), (M) domínio Malvinocáfrico (modificado de Boucot, 1988; Kent & Van der Voo, 1990).

Como o período Siluriano possui pouca representatividade no território brasileiro, trataremos apenas das unidades devonianas.

As faunas de invertebrados marinhos do Devoniano, em geral, e de braquiópodes, em particular, indicam um provincialismo crescente a partir do início deste período, culminando no final do Eodevoniano. Durante o Mesodevoniano, embora ainda existentes, as diferentes unidades biogeográficas perderam gradualmente sua individualidade. O Neodevoniano foi um tempo de faunas altamente cosmopolitas.

Boucot *et alii* (1969) definiram três principais unidades paleobiogeográficas presentes no Eo e Mesodevoniano, baseados principalmente em braquiópodes. Estudos paleobiogeográficos posteriores refinaram esta divisão inicial, alteraram e ampliaram alguns conceitos. Fundamentalmente, no entanto, as três grandes unidades biogeográficas devonianas permaneceram e hoje são conhecidas como: o domínio do Velho Mundo, o domínio das Américas Orientais e o domínio Malvinocáfrico (Boucot, 1988; Melo, 1988).

O domínio do Velho Mundo e o domínio das Américas Orientais estabeleceram-se já no início do Eodevoniano. O primeiro ocupava as baixas latitudes, possuindo águas quentes características das regiões tropicais e subtropicais. O domínio das Américas Orientais, localizado entre o domínio do Velho Mundo e o Malvinocáfrico, deveria possuir águas temperadas quentes, intermediárias entre as águas tropicais do primeiro e as águas frias do segundo.

O domínio Malvinocáfrico (parte meridional da América do Sul, África do Sul e Antártica) individualizou-se no transcorrer do Eodevoniano. Ocupava as altas latitudes no hemisfério Sul. Suas águas frias abrigavam uma fauna de braquiópodes altamente endêmicos em nível genérico (*Australocoelia*, *Australospirifer*, *Australostrophia*, entre outros) e de baixa diversidade taxonômica. Desapareceu no Mesodevoniano, quando provavelmente um aquecimento global tornou impossível a manutenção dos mares de águas frias nas altas latitudes.

O domínio das Américas Orientais tornou-se indistinto um certo tempo após o desaparecimento do domínio Malvinocáfrico, no final do Mesodevoniano.

As bacias do Amazonas e do Parnaíba possuíram durante o Mesodevoniano uma fauna mista, com braquiópodes do domínio das Américas Orientais e malvinocáfricos, além de formas endêmicas das duas bacias e alguns poucos gêneros do domínio do Velho Mundo. Os trilobitas eram malvinocáfricos (Boucot, 1988; Melo, 1988). Baseado nesta mistura de faunas, Boucot (1988) propôs formalmente a subprovíncia Amazônica do domínio das Américas Orientais.

No Brasil, os afloramentos clássicos portadores da fauna Malvinocáfrica localizam-se na Bacia do Paraná, nos estados do Paraná (Formação Ponta Grossa) e Mato Grosso (Grupo Chapada).

Bambach (1990) usou as principais ordens de braquiópodes articulados, juntamente com corais, moluscos, briozoários e crinoides, para compor uma fauna mista, que empregou no estabelecimento de unidades paleobiogeográficas para o Carbonífero e Permiano.

Aplicações

Os braquiópodes fósseis são encontrados normalmente em associações de invertebrados marinhos que caracterizam ambientes particulares, nas quais quase sempre são o grupo dominante. Essas associações são comumente usadas nas tentativas de descrição da estrutura das paleocomunidades, isto é, na determinação de suas composições, abundância relativa de seus elementos faunísticos e identificação dos agentes controladores que operam sobre elas, tais como temperatura, profundidade e salinidade das águas, tipo de substrato, entre outros (Clarkson, 1986).

Boucot (1975) definiu paleocomunidades marinhas silurianas e devonianas, constituídas principalmente por braquiópodes. Agrupou-as em "Associações Bentônicas", numeradas de 1 a 6, segundo a posição (distância crescente) ocupada por cada associação de comunidades em relação à linha de costa inferida. Cada Associação Bentônica seria constituída por um grupo de comunidades, provavelmente controladas pela paleobatimeria regional ou pelas variáveis ambientais direta ou indiretamente influenciadas por ela.

Baseados na presença da comunidade de *Tropidoleptus*, interpretada como indicativa de ambiente litorâneo a sublitorâneo raso, sujeito à ação de ondas, no âmbito da Associação Bentônica 2 de Boucot (1975), Fonseca & Melo (1987) inferiram que na região de Itainópolis (Piauí), os primeiros depósitos de tempestade da Formação Pimenteira (tempestitos), de idade mesodevoniana, depositaram-se próximo ao litoral.

Melo (1985) elaborou interpretações paleoecológicas preliminares de alguns afloramentos fossilíferos do Devoniano do Estado do Paraná, estimando, sempre que possível, a posição de suas comunidades, segundo o esquema das Associações Bentônicas de Boucot (1975) (figura 19.15).

Segundo Rachebouef (1990), o estudo dos Chonetoidea nas associações bentônicas siluro-devonianas permite estabelecer relações entre a morfologia das conchas e os paleoambientes. A forma da concha, assim como a distribuição e desenvolvimento dos espinhos dos Chonetoidea, refletem condições do meio como a granulometria do substrato e o hidrodinamismo.

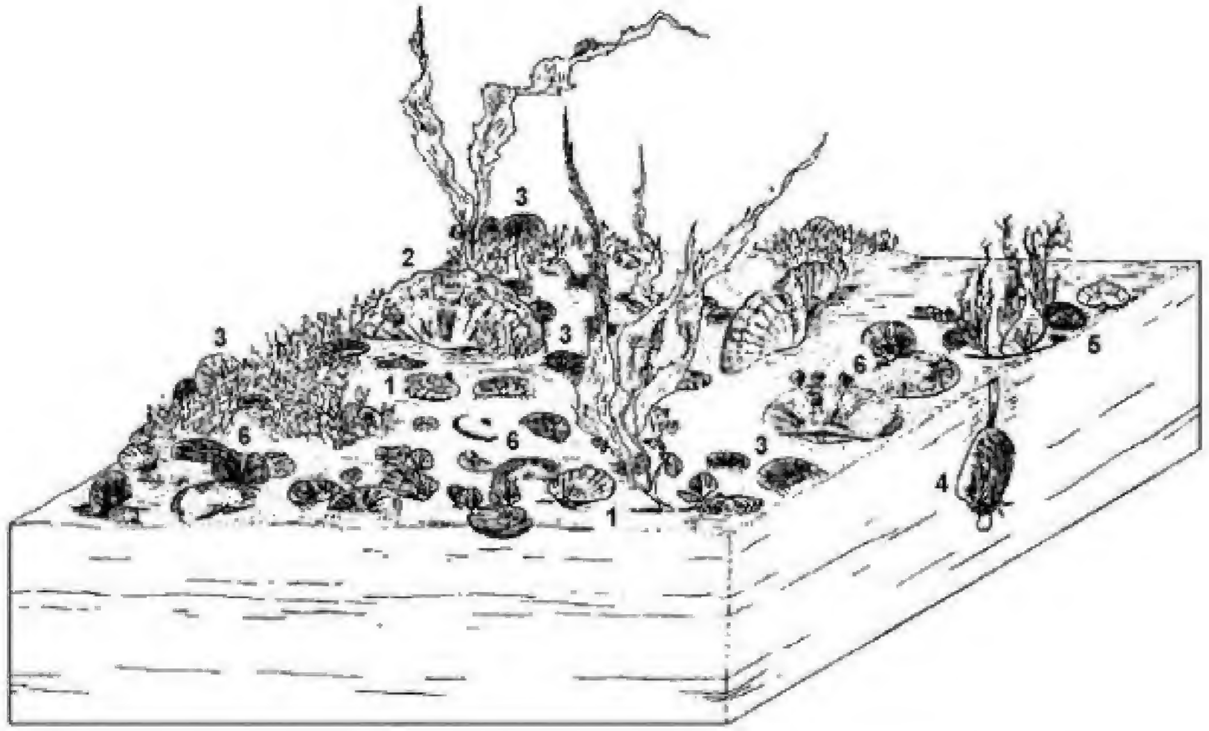


Figura 19.15 Comunidade de *Australocoelia-Notiochonetes* no Devoniano do Paraná. 1. *Australocoelia*, 2. *Australospirifer*, 3. *Notiochonetes*, 4. *Nuculites*, 5. *Orbiculoidea*, 6. *"Schellwienella"*. Das formas citadas acima, apenas *Nuculites* é um molusco bivalvio, todas as outras são braquiópodes (segundo Melo, 1985).

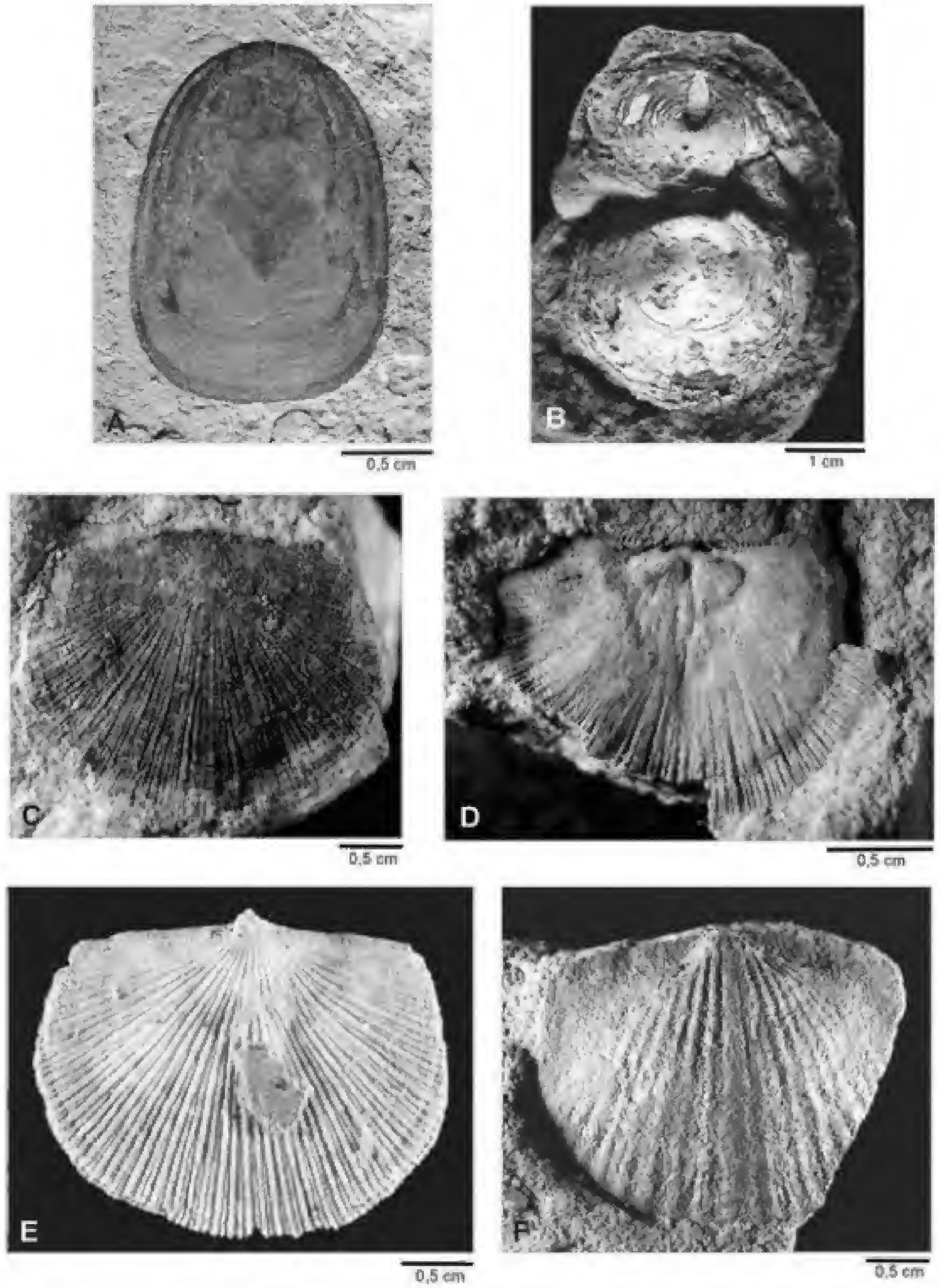


Figura 19.16 Ordem Lingulida: (A) Lingulida indet., Devoniano, Formação Ponta Grossa, PR, MN 6435-I. (B) *Orbiculoidea falklandensis*, Devoniano, Formação Ponta Grossa, MT, MN 7543-I exteriores ventral e dorsal. Ordem Strophomenida: (C-D) *"Strophomena" hoeferi*, Devoniano, Formação Maecuru, PA, (C) MN 7402-Ic exterior dorsal, (D) MN 7402-Ia, interior dorsal. Ordem Orthotetida: (E) *Tapajotia tapajotensis*, Carbonífero, Formação Itaituba, PA, MN 3921-I exterior ventral. Ordem Incerta: (F) *Tropidoleptus carinatus*, Devoniano, Formação Maecuru, PA, MN 3523-I exterior ventral. (MN – Museu Nacional).

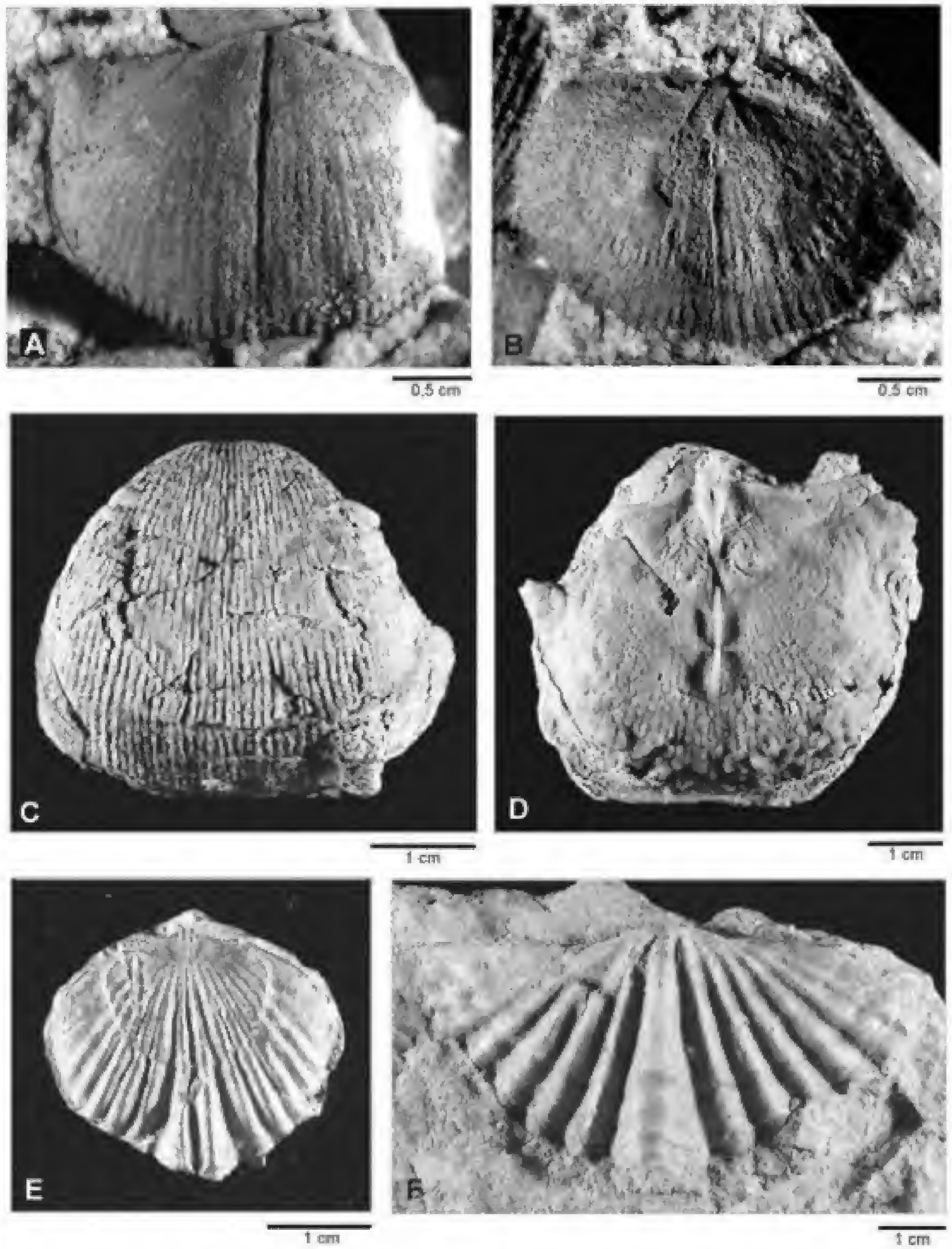


Figura 19.17 Ordem Productida: (A-B) *Montsenetes* sp., Devoniano, Formação Maecuru, PA, (A) MN 7371-Ic interior ventral, (B) MN 7370-Ib, interior dorsal. (C-D) *Buxtonioides amazonicus*, Carbonífero, Formação Itaituba, PA, (C) MN 3855-I exterior ventral, (D) MN 3858-I interior dorsal. Ordem Rhynchonellida: (E) *Australocoelia* sp., Devoniano, Formação Ponta Grossa, MT, MN 7598-I exterior dorsal. Ordem Spiriferida: (F) *Australospirifer* sp., Devoniano, Formação Ponta Grossa, PR, MN 7599-I exterior ventral. (MN – Museu Nacional).

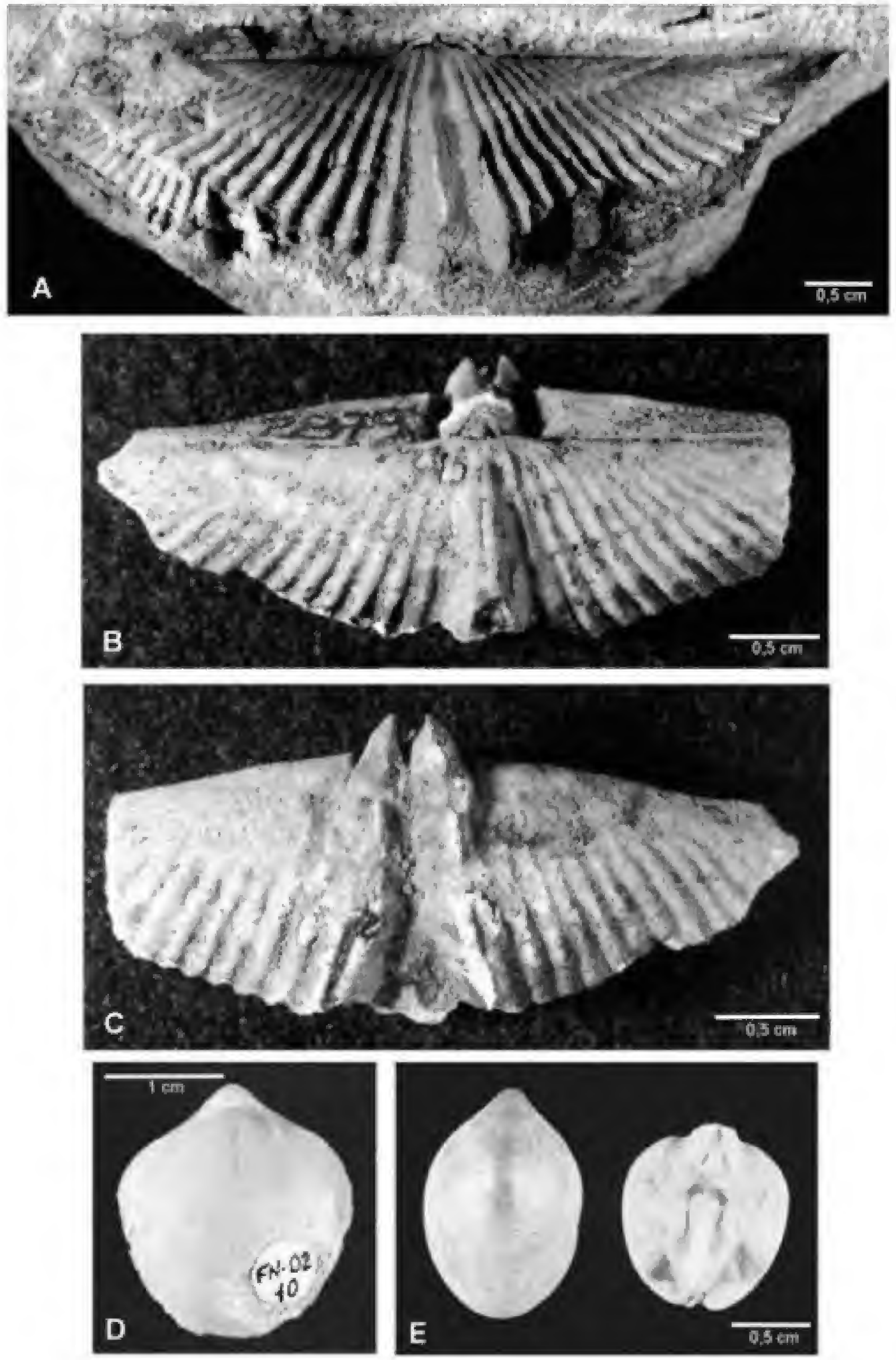


Figura 19.18 Ordem Spiriferida: (A-C) *Mucrospirifer katzeri*, Devoniano, Formação Maecuru, PA, (A) MN 7388-Ia interior dorsal, (B) DGM 2879-I vista dorsal de molde interno tridimensional, (C) vista ventral do mesmo exemplar. Ordem Terebratulida: (D) Terebratulida indet., Cretáceo, Formação Riachuelo, SE, FN – 02-10, vista dorsal. (E) *Bouchardia rosea*, Recente, Rio de Janeiro, RJ, s/n exterior ventral e interior dorsal. (MN – Museu Nacional; DGM – Museu de Ciências da Terra/DNPM; FN – Fundação Phoenix).

Referências

ANELLI, L. E. 1999. *Invertebrados neocarboníferos das formações Piauí (Bacia do Parnaíba) e Itaituba (Bacia do Amazonas): taxonomia; análise cladística das subfamílias Oriocrassatellinae (Crasssatellacea, Bivalvia) e Neospiriferinae (Spiriferoidea, Brachiopoda).* São Paulo. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 184 p., 24 est.

BAMBACH, R. K. 1990. Late Paleozoic provinciality in marine realm. *In:* McKERROW, W.S. & SCOTESE, C. R. (eds.). *Paleozoic Palaeogeographic and Biogeography.* The Geological Society, p. 307-323.

BLACK, R. M. 1975. *The elements of palaeontology*. Cambridge University Press, 340 p.

BOSETTI, E. P. 1989. Revisão sistemática dos Lingulida (Brachiopoda, Inarticulata) da Formação Ponta Grossa (Devoniano), estado do Paraná, Brasil. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba, 1989. *Anais*. Curitiba, SBP. v. 1, p. 73-89.

BOSETTI, E. P. & QUADROS, R. 1996. Contribuição ao estudo dos Lingulida (Brachiopoda: Inarticulata) da Formação Ponta Grossa, Devoniano, bacia do Paraná, município de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. *In:* SIMPÓSIO SUL AMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, Ponta Grossa, 1996. *Anais*. Ponta Grossa, UFPR, Município de Ponta Grossa, UEPG, p. 167-192.

BOUCOT, A. J. 1975. *Evolution and extiction rate controls.* Elsevier, 427 p.

BOUCOT, A. J. 1988. Devonian biogeography: an update. *In:* McMILLAN, N. J.; EMBRY, A. F. & GLASS, O. J. (eds.). Devonian of the world. *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, 14* (3): 211-227.

BOUCOT, A. J. 1990. *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*. Elsevier, 725 p.

BOUCOT, A. J. & GILL, E. D. 1956. *Australocoelia*, a new Lower Devonian brachiopod from South Africa, South America and Australia. *Journal of Paleontology, 30*(5): 1173-1178.

BOUCOT, A. J.; JOHNSON, J. G. & TALENT, J. A. 1969. Early Devonian brachiopod zoogeography. *The Geological Society of America Special Paper, 119*, 107 p.

CAMACHO, H. H. 1974. Brachiopoda. *In: Invertebrados fósiles*. Editora Universidade de Buenos Aires, p. 235-285.

CARVALHO, R. G. 1975. Braquiópodes devonianos da bacia amazônica: Orthida, Srophomenida, Spiriferida e Terebratulida. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. s., Geologia, *21*, 35 p., 5 est.

CLARKE, J. M. 1899. A fauna superior do rio Trombetas, estado do Pará, Brasil. *Archivos do Museu Nacional, 10:* 2-48, 2 est.

CLARKE, J. M. 1913. Fósseis devonianos do Paraná. *Monographia do Serviço Geologico e Mineralogico, 1*, 353 p., 27 est.

CLARKSON, E. N. K. 1986. *Invertebrate palaeontology and evolution*, 2 ed. Allen & Unwin, 382 p.

CLARKSON, E. N. K. 1998. *Invertebrate palaeontology and evolution*, 4 ed. Blackwell Science, 452 p.

CURRY, B. G. & BRUNTON, C. H. 2007Stratigraphic distribution of brachiopods. *In*: WILLIAMS, A. *et alii* (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part H, revised. Geological Society of America & University of Kansas Press, v. 6, p. 2.901-3.081.

DERBY, O. A. 1874. On the Carboniferous Brachiopoda of Itaituba, rio Tapajoz, province of Para, Brazil. *Bulletin of Cornell University, 1*(2): 1-43, 9 pl.

DRESSER, H. 1954, Notes on some brachiopods from the Itaituba Formation (Pennsylvanian) of the Tapajos river, Brazil. *Bulletin of American Paleontology, 35*(149): 15-85.

FONSECA, V. M. M. 1990. *Braquiópodes da ordem Strophomenida da Formação Itaituba, Carbonífero da Bacia do Amazonas.* Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 248 p.

FONSECA, V. M. M. 1994. Uma espécie nova de Notiochonetinae (Brachiopoda) da Formação Cabeças, Devoniano do Piauí. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 66*(2): 251.

FONSECA, V. M. M. & MELO, J. H. G. 1987. Ocorrência de *Tropidoleptus carinatus* (Conrad) (Brachiopoda, Orthida) na Formação Pimenteira, e sua importância paleobiogeográfica. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, *Anais*, SBP, v. 2, p. 505-537.

GRANT, R. E. 1966a. Spine arrangement and life habits of the productoid brachiopod *Waagenoconcha*. *Journal of Paleontology, 40*: 1.063-1.069.

GRANT, R. E. 1966b. A Permian productid brachiopod: life history. *Science, 152* (3722): 660-662.

HOLMER, L. E. & BENGTSON, P. 1996. Implications of the rare occurences of brachiopods in the Upper Cretaceous of Sergipe, Brazil. *In:* SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 4, Rio Claro, 1996. *Boletim*. Rio Claro, UNESP, p. 67-69.

HOLMER, L. E.; POPOV, L. E.; BASSET, M. G. & LAURIE, J. 1995. Phylogenetic analysis and ordinal classification of the Brachiopoda. *Palaeontology, 38*, part 4, p. 713-741.

KATZER, F. 1903. *Grundzüge der Geologie des unteren Amazonasgebietes (des Staates Pará in Brasilien).* Leipzig: Max Weg, 296 p.

KEGEL, W. 1953. Contribuição para o estudo do Devoniano da bacia do Parnaíba. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, *141*, 48 p.

KENT, D. V. & VAN DER VOO, R. 1990. Palaeozoic palaeogeography from palaeomagnetism of the Atlantic bordering continents. *In*: McKERROW, W.S. & SCOTESE, C. R. (eds.). Palaeozoic palaeogeography and biogeography. *The Geological Society Memoir, 12*: 49-56.

MELO, J. H. G. 1985. *A província Malvinocáfrica no Devoniano do Brasil: estado atual dos conhecimentos.* Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 3 v., 890 p. + 486 p.

MELO, J. H. G. 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. *In:* McMILLAN, N. J.; EMBRY, A. F. & GLASS, O. J. (eds.). Devonian of the world. *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, 14*(1): 667-703.

MENDES, J. C. 1952. Fáunula Permo-Carbonífera marinha de Capivari. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, 134*, Geologia 7, p. 1-20, 1 est.

MENDES, J. C. 1956a. Orthotetacea e Dalmanellacea do Carbonífero do rio Tapajós (Série Itaituba). *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia, 5*(1): 11-31, 4 est.

MENDES, J. C. 1956b. Spiriferacea carboníferos do rio Tapajós (Série Itaituba), estado do Pará, Brasil. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, 193*, Geologia 13, p. 23-71, 5 est.

MENDES, J. C. 1957. Rhynchonellacea, Rostropiracea e Terebratulacea do Carbonífero do rio Tapajós, Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia, 6*(1): 15-34, 3 est.

MENDES, J. C. 1959. Chonetacea e Productacea carboníferos da Amazônia. *Boletim da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, 236*, Geologia 17, 83 p., 7 est.

MENDES, J. C. 1961. Notas suplementares sobre os braquiópodes carboníferos da Amazônia. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia, 10*(1): 5-24.

MENDES, J. C. 1977. *Paleontologia geral*. LTC – Livros Técnicos e Científicos Editora S. A., 342 p.

MOORE, R. C. 1952. Brachiopods. *In:* MOORE, R. C.; LALICKER, C. G. & FISCHER, A. G. (eds.). *Invertebrate fossils*. Mcgraw-Hill Company, Inc., p. 197-264.

MUNIZ, G. C. B. 1978. Braquiópodes devonianos da Formação Inajá no estado de Pernambuco. *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 30, Recife, 1978. *Anais*. Recife, SBG, v. 2, p. 975-985.

OLIVEIRA, E. 1939. *Magas sergipensis*, um braquiópodo do cretáceo de Sergipe. *Annaes da Academia Brasileira de Sciencias, 11*(3): 195-199.

PROTHERO, D. R. 1998. *Bringing fossils to life: an introduction to Paleobiology*. W. C. B./MGraw-Hill. 457 p.

RACHEBOEUF, P. R. 1981. Chonetacés (brachiopodes) siluriens et dévoniens du sudouest de l'Europe. *Mémoires de la Societé Géologique et Minéralogique de Bretagne, 27*(294), 294 p, 35 pl.

RACHEBOEUF, P. R. 1990. Les brachiopodes chonetacés dans les assemblages benthiques siluriens e devoniens. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 81*: 141-171.

RACHEBOEUF, P. R. 1991. Nouveaux brachiopods leptaeninés et chonetacés du Devonian Inferieur du Massif Armoricain (NW France). *Révue de Paléobiologie, 10* (1): 1-19.

RATHBUN, R. 1874. On the Devonian Brachiopoda of Ereré, province of Pará, Brazil. *Bulletin of Buffalo Society of Natural Science, 1*: 236-261.

RATHBUN, R. 1879. The Devonian Brachiopoda of the province of Pará, Brazil. *Proceedings of the Boston Society of Natural History, 20*: 14-39.

ROWELL, A. J. & GRANT, R. E. 1987. Phyllum Brachiopoda. *In:* BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil*

Invertebrates. Blackwell Scientific Publications, p. 445-496.

VOGEL, K. 1986. Origin and diversification of brachiopods shells: viewpoints of constructional morphology. *In:* RACHEBOEUF, P. R. & EMIG, C. C. (eds.). Les brachiopodes fossiles et actuels. *Biostratigraphie du Paleozoique*, *4*: 399-408.

WILLIAMS, A. & ROWELL, A. J. 1965. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology, Part H*. Geological Society of America and University of Kansas Press, 2 v., 927 p.

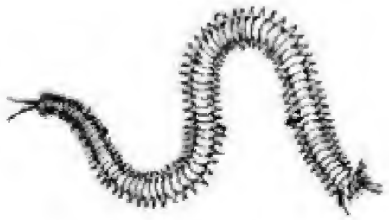
WILLIAMS, A.; CARLSON, S. J.; BRUNTON, C. H. C.; HOLMER, L. E. & POPOV, L. 1996. A supraordinal classification of the Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *351*(B): 1.171-1.193.

WILLIAMS, A.; CARLSON, S. J. & BRUNTON, C. H. C. 2000. Brachiopoda classification. *In:* WILLIAMS, A. *et alii* (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part H, revised. Geological Society of America & University of Kansas Press, v. 2, p. 1-30.

20

Anelídeos

Vladimir de Araújo Távora
Sara Nascimento



Os anelídeos mais familiares são as minhocas, vermes terrestres comuns em solos de jardins, e as sanguessugas. Menos familiares são os vermes marinhos de areia, tubícolas, e uma grande variedade de outras formas. São protostômios arquetípicos, possuindo corpo alongado, cilíndrico ou achatado, bilateralmente simétrico, dotado de uma cavidade corporal ou celoma, e metâmero (segmentado), no qual a maioria das partes internas e externas é repetida em cada segmento, característica esta denominada de homologia seriada. A metameria é a feição mais diagnóstica do grupo, a base para a denominação do filo. Os anelídeos são celomados triploblásticos, com trato digestivo completo, sistema circulatório fechado, sistema nervoso bem desenvolvido e cerdas epidérmicas laterais (figura 20.1) Em algumas formas sésseis a segmentação é vestigial, evidenciada apenas internamente (Brusca & Brusca, 2007; Robinson, 1987).

Considerando os requisitos normais para a preservação dos organismos como fósseis, não deve ser surpreendente que, exceto para os aparelhos mastigadores de alguns grupos, restos de vermes fósseis raramente têm sido descobertos. As cavidades de vermes, pistas, coprólitos, e tubos são mais frequentes. Entretanto, raramente fornecem informações úteis para identificação taxonômica.

É quase certo que os anelídeos surgiram no Pré-Cambriano. Embora sejam bastante raros os seus fósseis, o aumento na abundância e variedade dos tubos e pistas nos estratos fanerozoicos, atestam a história de expansão e diversidade dos anelídeos nos últimos 600 milhões de anos. Hoje, mostram-se adaptados a muitos hábitats e nichos ecológicos, ocupando desde os oceanos profundos até as altas montanhas, em todas as latitudes (Robison, 1987).

Os anelídeos invadiram com sucesso todos os ambientes onde haja água suficiente. Eles são abundantes no mar, muito numerosos em água doce e, frequentes em solos terrestres encharcados. Em termos de estratégias alimentares existem formas raptoriais, sedimentívoros e suspensívoros além de ocorrem espécies parasitas, mutualistas e comensais. O seu êxito se deu devido a plasticidade ecológica e evolutiva do bauplan segmentado, favorecendo que experimentassem com sucesso diversas estratégias de vida.

Fósseis destes animais são pouco utilizados em bioestratigrafia. Entretanto, devido à capacidade de alguns anelídeos em ingerir e modificar grandes volumes de solo e sedimento, sua influência sobre o registro geológico pode exceder a de qualquer outro filo animal (Tasch, 1973).

Morfologia

O corpo é alongado, bilateralmente simétrico, e às vezes achatado ventralmente (figura 20.1A). O comprimento dos indivíduos adultos varia de menos de 1 mm em algumas formas marinhas viventes entre grãos de areia, até quase 400 cm em vermes terrestres gigantes, da Austrália. Está dividido em uma curta região cefálica – ou **céfalo**, com boca e aparatos sensoriais; um **tronco** longo e segmentado interna e externamente; e um **pigídio** fino pós-segmental, com o ânus sobre sua superfície ventral. Esta divisão do corpo é geralmente mais aparente nas formas sésseis e menos conspícua em formas vágeis. O exterior é recoberto por uma fina cutícula secretada pela epiderme (Moore, Lalicker & Fischer, 1952; Robison, 1987; Shrock & Twenhofel, 1953).

O grau de cefalização ou fusão dos segmentos anteriores varia de acordo com a adaptação. Em muitos anelídeos marinhos, o céfalo está dividido em duas partes. Um prostômio pré-segmental na frente da boca, que pode estar dotado de **antenas** sensoriais não unidas e fortes **palpas** alimentícias. Um peristômio pode estar fundido com um ou mais segmentos posteriores, e trazer longos e delgados **tentáculos** sensoriais e captadores de alimentos, além de órgãos sensoriais mais curtos, denominados **cirri**. Olhos, se presentes, podem ser simples ou complexos, pequenos ou grandes.

O tronco possui **somitos** em número variável. Tendem a ser similares em anelídeos vágeis, porém são diferenciados e formam as regiões torácica anterior e abdominal superior, em alguns grupos marinhos sésseis. **Parapodia** são apêndices locomotores que trazem um conjunto de setas terminais internamente suportadas por acículas delgadas quitinosas, que são fixas por músculos basais (Robison, 1987; Shrock & Twenhofel, 1953).

Muscularmente móveis, **setas** com cerdas são implantadas na parede mole do corpo e auxiliam na ancoragem de alguns anelídeos em suas cavidades ou tubos. Ajudam na locomoção em superfície, ou ainda auxiliam na natação. Muitos anelídeos também possuem glândulas altamente desenvolvidas para secretar tubos, construir cavidades ou ingerir alimentos.

O plano corporal básico interno do anelídeo está bem ilustrado pelo verme terrestre comum (figura 20.1B). Na forma mais simples, consiste em uma parede corporal flexível contendo camadas de músculos circulares externos e músculos longitudinais internos envolvendo um celoma cheio de líquidos. Mecanicamente, o fluido celomático confinado, fornece um suporte central para a sustentação do corpo, funcionando como um **esqueleto hidrostático**. A locomoção é acompanhada por *peristalsis*, uma ação gerada por ondas metacronais sucessivas de contrações musculares que passam para trás ao longo do corpo (Robison, 1987).

Esse plano corporal simples do anelídeo tem vantagens e limitações. Ele representa um significativo avanço funcional sobre os vermes celomados não segmentados (tais como sipunculídeos e equifoides), nos quais as contrações musculares individuais influenciam o esqueleto hidrostático como um todo. Nestes animais, a mudança localizada na forma é difícil, e o movimento rápido é excessivamente dissipador de energia. Assim, seu modo de vida é preferencialmente séssil. Por outro lado, sistemas de alavanca avançados são impossíveis para animais de corpo mole, e a locomoção dos anelídeos sobre um substrato plano é muito menos eficiente do que nos artrópodos e cordados superiores.

A reprodução nos anelídeos pode ser sexual, assexual ou ambas. Os sexos são separados em muitas formas marinhas, mas o sistema reprodutivo varia de simples a extremamente complexo. Os ovos fertilizados de alguns anelídeos marinhos desenvolvem-se em larvas esferoides ciliadas denominadas trocóforos, enquanto outros reproduzem-se assexuadamente por brotulação ou processos afins. Os vermes terrestres e sanguessugas são hermafroditas e possuem um complexo sistema de glândulas associadas com a reprodução, como o *clitellum*, que consiste em uma região glandular que secreta um anel ou cápsula mucosa, onde os ovos e os espermas são liberados. Externamente, o *clitellum* consiste em uma proeminência conspícua, normalmente situada entre os somitos 31 e 37.

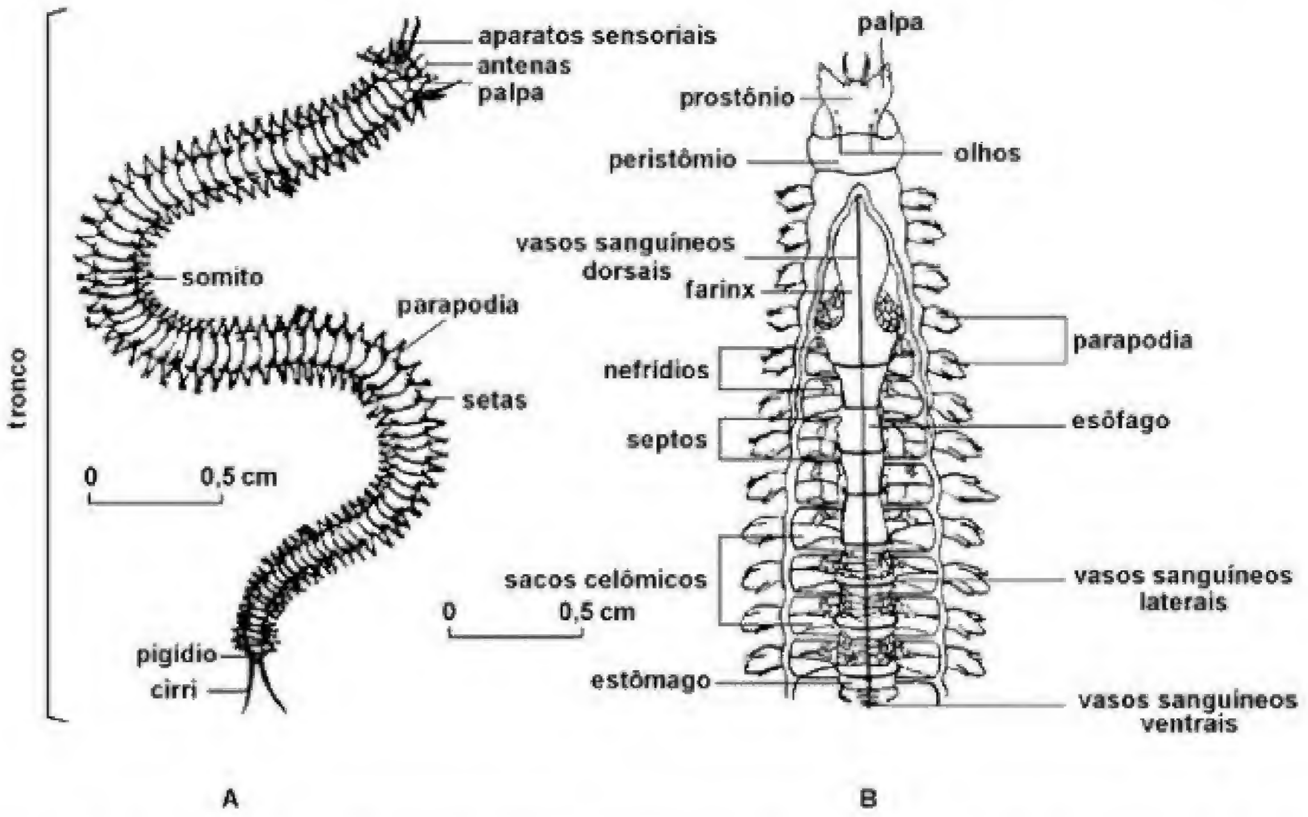


Figura 20.1 (A) *Nereis* (Polychaeta). Um anelídeo típico e suas principais características externas (modificado de Shrock & Twenhofel, 1953). (B) Corte esquemático de *Neanthes* (Polychaeta) e morfologia interna dos anelídeos (modificado de Robison, 1987).

Classificação

Os anelídeos têm sido tradicionalmente agrupados em três ou quatro classes. A classe Polychaeta (vermes com cerdas) é a maior e mais diversificada, enquanto Oligochaeta (vermes terrestres) e Hirudinoidea (sanguessugas), segundo pesquisas filogenéticas recentes passaram a posição hierárquica de subclasses agrupadas na classe Clitellata. Existem ainda os grupos Myzostomida e Siboglinidae, de *status* taxonômico controverso, admitindo-se em uma das escolas de filogenia que ambos constituem poliquetas altamente modificados e aberrantes.

Algumas das características mais utilizadas para a sistemática dos anelídeos viventes são:

- estrutura do sistema reprodutivo;
- número, disposição e forma das setas;
- presença ou ausência de parapodia;
- estrutura e apêndices do céfalo;
- estrutura e distribuição dos nefrídios.

Algumas destas características raramente são preservadas nos fósseis. Desta maneira, a descrição taxonômica em alguns fósseis no nível de família, ordem e classe não é possível. Quando os fósseis são tubos ou aparelhos mastigadores, podem ser determinadas algumas relações de afinidades com as formas atuais (Robison, 1987).

O arranjo sistemático e as características diagnósticas aqui adotadas seguem as propostas de Shrock & Twenhofel (1953), Robison (1987) e Brusca & Brusca (2007).

Filo Annelida (?Pré-Cambriano–Recente)
  Classe Polychaeta (?Pré-Cambriano–Recente)
    Subclasse Errantida (Ordoviciano–Recente)
    Subclasse Sedentaria (?Pré-Cambriano–Recente)
  Classe Clitellata
    Subclasse Oligochaeta (Ordoviciano–Recente)
    Subclasse Hirudinoidea (?Jurássico–Recente)

A. Classe Polychaeta
(Pré-Cambriano–Recente)

Os poliquetas compreendem um grande grupo de vermes com morfologia altamente variável, fortemente dependente de seu modo de vida (figura 20.1A). Apresentam segmentação interna e externa, com numerosos somitos iguais dotados de parapodia e setas. Possuem uma região cefálica com tentáculos sensoriais, olhos e palpas. O fim anterior do trato digestivo consiste em uma região bucal equipada com finos dentes ou ganchos quitinosos. Os membros desta classe possuem um estágio larval trocóforo, e reproduzem-se sexuadamente na sua maioria, cuja fertilização é comumente externa. São adaptados a uma ampla variedade de nichos ecológicos, sendo dominantemente marinhos. Alguns são pelágicos, outros bentônicos vágeis ou endobiontes, podendo ainda construir tubos livres ou fixos. A grande maioria é filtradora, existindo formas predadoras, necrófagas ou parasíticas (Howell, 1962; Moore, Lalicker & Fischer, 1952; Robison, 1987; Shrock & Twenhofel, 1953).

A forma do corpo reflete seus hábitos e hábitats. Os predadores ativos e os comedores de depósitos (sedimentívoros) têm construção corporal homônoma, que possibilita rápidos movimentos sobre o substrato (figuras 20.2A-B). Já as formas sedentárias incluindo tubícolas (figura 20.2C), suspensívoros e habitantes de galerias apresentam heteronomia, ou seja, diferenciação morfológica entre suas regiões corporais, especializadas para a execução de funções particulares (Brusca & Brusca, 2007).

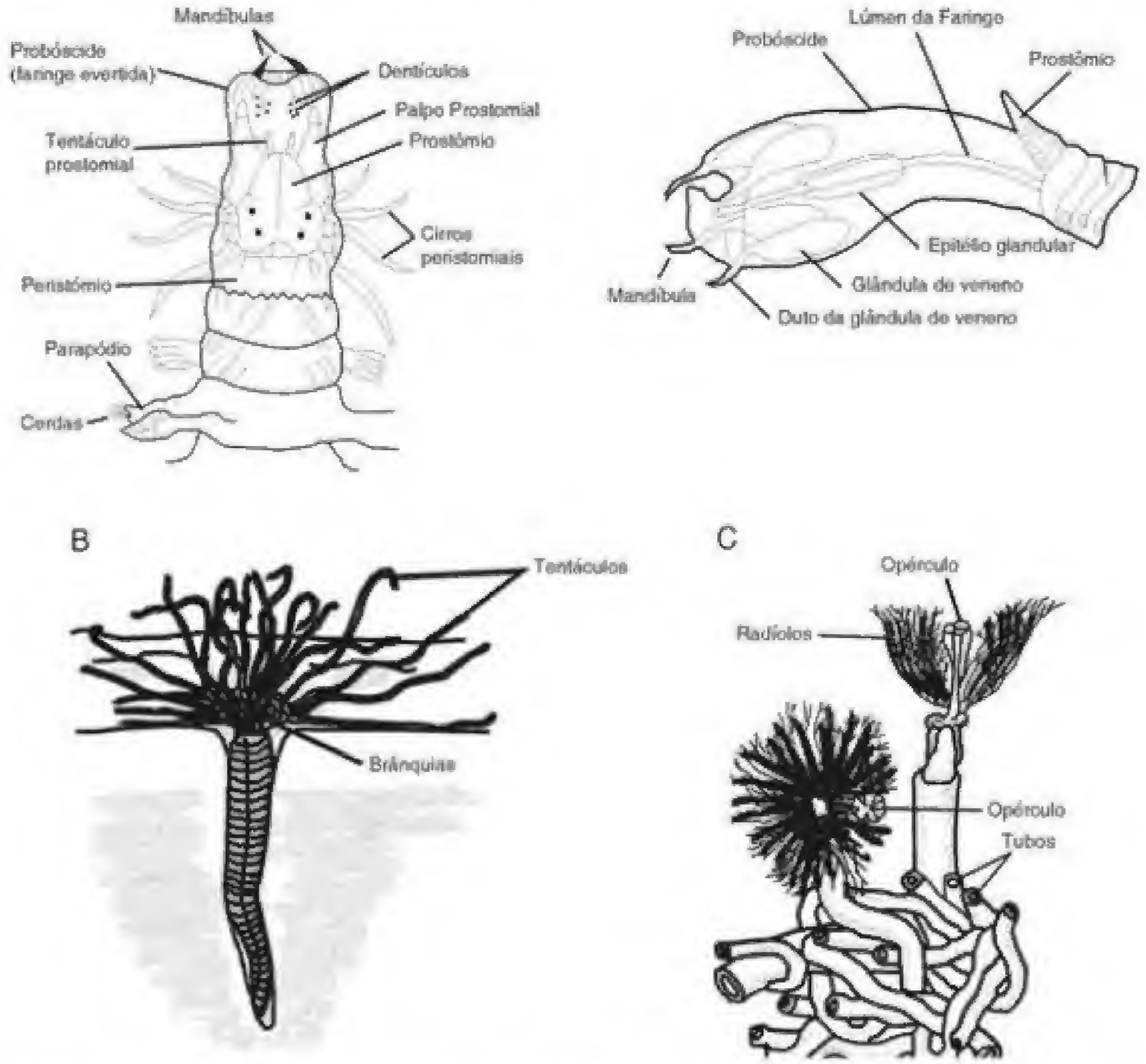


Figura 20.2 (A) Poliquetas raptoriais, motrando as mandíbulas faríngeas eversíveis. (B) Poliqueta sedimentívoro, cujos tentáculos prostomiais capturam o alimento na superfície do substrato levando-o à boca. (C) Agregado de poliquetas tubícolas (Brusca & Brusca, 2007).

Durante a primeira metade do século, os poliquetas foram divididos em duas ordens ou subclasses, Errantida e Sedentaria – denominações que refletem seus modos de vida. Walcott (1911) descreveu alguns anelídeos procedentes do Folhelho Burgess, e propôs que tais fósseis constituíssem uma outra ordem, Miskoida. Tendo em vista a natureza incerta de seus registros em outras unidades litoestratigráficas, e que suas características diagnósticas estão nas partes moles, ausentes nos fósseis, a tendência atual é desconsiderar a existência desta ordem. Mais recentemente, dependendo do autor, a classificação bipartida tem sido rejeitada em favor de oito a 17 ordens, que incluem cerca de 60 a 80 famílias (Robison, 1987).

Membros da ordem Errantida, encontrados atualmente em ambientes marinhos rasos, possuem peças mandibulares que variam entre 50 µm e alguns milímetros, compostas por sílica e elementos orgânicos resistentes, denominados pelos paleontólogos de **escolecodontes**. No animal vivente, estes são unidos por tecidos musculares e cutículas, mas são normalmente encontrados separados quando fósseis. Os aparatos dentários incluem peças tanto únicas (porção dorsal) quanto em pares (porção ventral), sendo estas últimas não necessariamente simétricas uma em relação a outra. São constituídos por um par ventral de **mandíbulas** para mastigação, uma série de **maxilas** assimetricamente ou incompletamente pares (para manipular o alimento) e um par basal de **fórceps** que suportam a maxila posterior (Szaniawski, 1996) (figura 20.3A).

Os escolecodontes são frequentes em calcários impuros e em folhelhos fanerozoicos a partir do Ordoviciano, sendo comuns no Paleozoico (figura 20.3B), e raros no Meso e Cenozoico. Aumentam em representatividade numérica nos bioermas do Siluriano, assim como os poliquetas atuais são comuns nas circunvizinhanças de recifes de corais do Pacífico. Estas relações sugerem que as rochas com escolecodontes foram depositadas em águas rasas, quentes, agitadas, e com salinidade normal.

Resistem a ácidos, oxidação, alteração termal e recristalização de matriz carbonática. Em muitos casos estas propriedades favorecem a sua preservação em rochas, onde os outros microfósseis (acritarcas, esporos, ostracodes) são destruídos. Sua resistência a ácidos propicia sua separação da rocha matriz por meio de solventes apropriados.

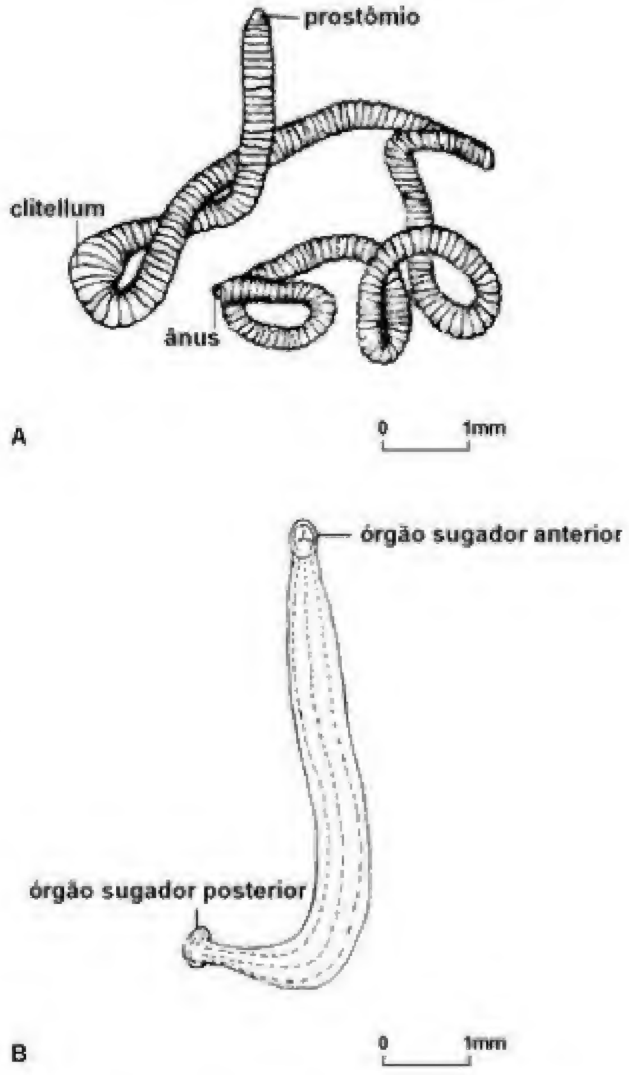


Figura 20.3 (A) *Lumbricus*, um anelídeo oligoqueta típico de ambiente continental (modificado de Tasch, 1973). (B) *Hirudinaria*, um anelídeo hirudíneo típico de ambiente dulciaquícola (modificado de Robison, 1987).

A classificação sistemática dos escolecodontes é difícil, e forçosamente parataxonômica, devido à dificuldade de relacionar um determinado tipo de peça mandibular encontrada isoladamente, com o verme correspondente, e porque no mesmo indivíduo os elementos são diferenciados entre si. Como as associações originais são dificilmente reconstruídas, procura-se relacionar seu nome genérico com o de determinados anelídeos atuais, adotando a terminação *ites*. Exemplos: *Lumbriconereites* de *Lumbriconereis; Eunicinites* de *Eunice; Oenonites* de *Oenonis* (Moore, Lalicker & Fischer, 1952).

Os escolecodontes lembram superficialmente os conodontes, mas diferem-se destes na composição e microestrutura.

Na Formação Itaituba (Pensilvaniano), Bacia do Amazonas, foi encontrada uma abundante associação de peças mandibulares de poliquetas, no momento ainda em fase de identificação taxonômica (figura 20.4)

B. Classe Clitellata

Subclasse Oligochaeta

(Ordoviciano–Recente)

Vermes de água doce e na maioria terrestres fortemente segmentados, bruscamente afunilados em ambas as extremidades, e achatados ventralmente (figura 20.5). Glândulas complexas estão associadas com ductos espermáticos e ovos especializados; *clitellum* (região secretora que atua na reprodução) presente na maturidade; céfalo indistinto e parapodia ausentes. O corpo do adulto consiste em mais de 100 somitos, separados por sulcos transversais. Com exceção dos três primeiros e último somitos, têm-se quatro pares de finas setas, que se projetam levemente sobre os lados. Estas setas quitinosas podem se estender ou retrair, servindo como dispositivo de fixação, quando o animal se move sobre o substrato ou em sua cavidade. Em algumas formas tais setas estão ausentes.

A maioria dos oligoquetas habitam em cavidades úmidas no solo, sob rochas, ou ainda em bancos úmidos ao longo das linhas de lagos, poços e rios. Alguns vivem em lagos profundos, outros sobre rochas entre tratamentos algálicos ao longo da linha de costa, e ainda existem formas habitantes de águas marinhas rasas. Um grande número de indivíduos desta classe de anelídeos é herbívora, e não possui aparelho mastigador, ao contrário dos poliquetas. Outros indivíduos deste grupo alimentam-se de matéria vegetal deteriorada, ou são parasitas.

Pouco se conhece sobre a história geológica dos oligoquetas, e supõe-se que a classe se originou a partir de alguns poliquetas marinhos, ou de um ancestral parecido a um poliqueta, adaptado a viver no ambiente continental. Alguns poucos fósseis têm sido considerados como oligoquetas, e provavelmente o seu registro mais antigo data do Ordoviciano. Entretanto, a classificação sistemática de tais espécimens está sujeita a modificações devido à preservação inadequada de características taxonômicas diagnósticas. No documentário paleontológico ocorrem dominantemente como impressões de seus corpos, sendo raras as escavações, pistas e coprólitos.

Através da análise química de alguns dos icnofósseis (coprólitos) da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté, Oligo–Mioceno), houve a identificação de que teriam sido produzidos por anelídeos oligoquetas (Fernandes *et alii*, 1987).

Os representantes mais familiares do grupo são os vermes terrestres (por exemplo, *Lumbricus terrestris*), que podem atingir 300 mm de tamanho e 10 mm de diâmetro (Robison, 1987; Shrock & Twenhofel, 1953).

Subclasse Hirudinea

(?Jurássico–Recente)

Sanguessugas parasíticos e hermafroditas, com órgãos sugadores anterior e posterior para fixação e ajuda na locomoção (figura 20.6). Parapodia e septos ausentes, celoma muito reduzido e setas normalmente ausentes.

Muitos hirudíneos habitam água doce, mas alguns são marinhos; podem também viver em lugares úmidos sobre o continente. Sua morfologia reflete claramente uma adaptação secundária ao seu modo de vida parasítico. Com exceção de dois gêneros de identidade questionável para o Jurássico da Alemanha, estes organismos são desconhecidos como fósseis. Por conseguinte, sua história geológica é precariamente conhecida.

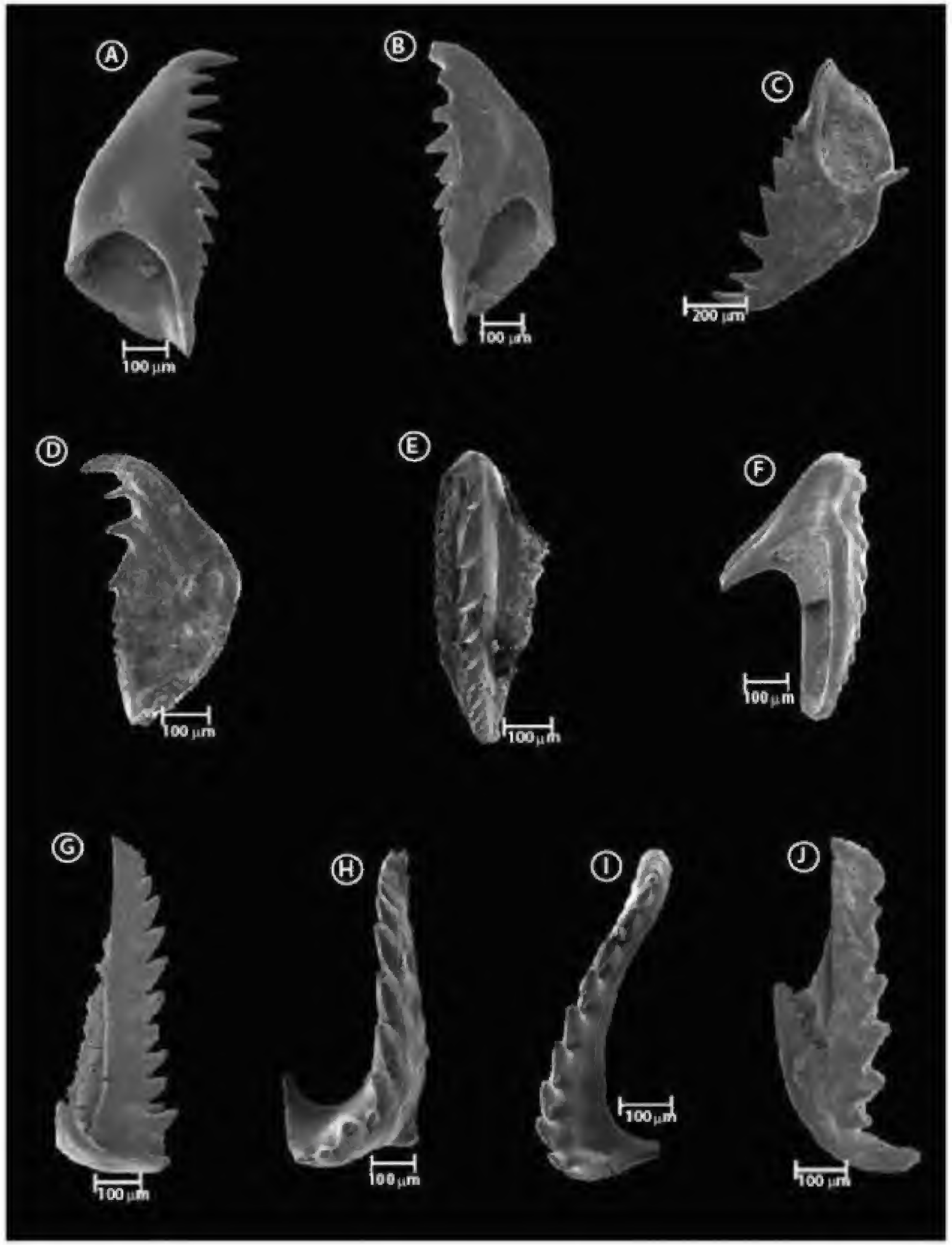


Figura 20.4 Escolecodontes da Formação Itaituba (Pensilvaniano) da Bacia do Amazonas.

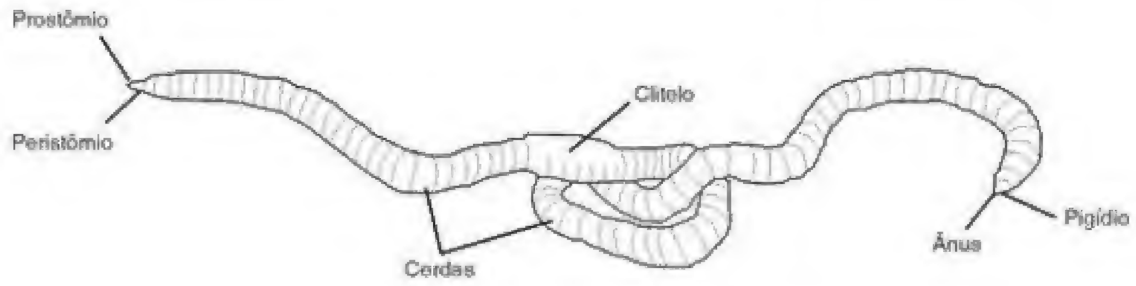


Figura 20.5 Morfologia básica de um oligoqueta (Brusca & Brusca, 2007).

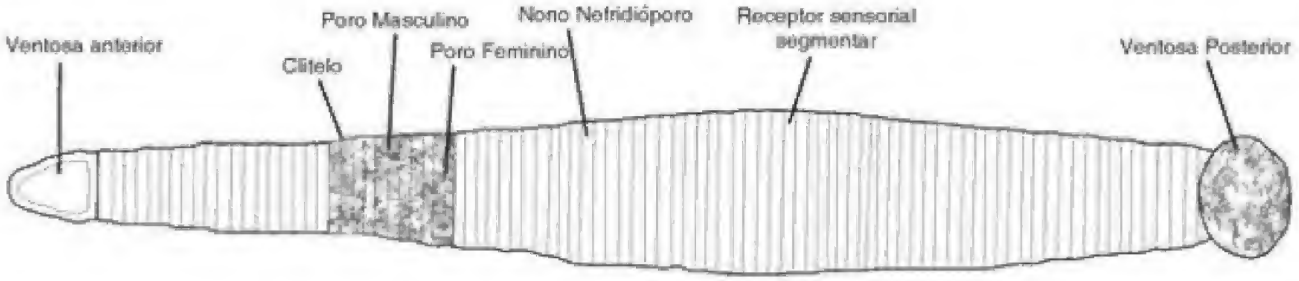


Figura 20.6 Morfologia básica de um hirudinóideo (Brusca & Brusca, 2007).

C. Outros Anelídeos

Um pequeno grupo de vermes parasíticos altamente especializados, os Myzostomaria, possui um corpo discoidal com septos incompletos e cinco pares de parapodia, cada um com um pequeno gancho quitinoso no seu final. Estes membros lembram poliquetas por produzirem larvas trocóforas, mas também assemelham-se aos oligoquetas e hirudíneos por serem hermafroditas. O fato de possuírem larvas trocóforas como os poliquetas, leva muitos pesquisadores a considerá-los como formas degeneradas do ancestral poliqueta, assumindo a forma atual por adaptação a seu peculiar hábito parasítico. Sua classificação sistemática tem sido controversa, variando desde ordem dentro dos poliquetas, ou até mesmo como um filo separado. Contudo, reconhecê-lo como uma classe dos anelídeos parece ser consensual.

Mizostomarianídeos atacam equinodermatas, particularmente crinoides e asteróideos. Geralmente, grupos de dois ou mais invadem os tecidos entre as placas esqueletais dos braços, pínulas e cálice dos crinoides. O hospedeiro secreta carbonato de cálcio para expulsar parcialmente os parasitas, e, por consequência, produz uma protuberância perfurada ou cisto. Tais estruturas ocorrem no registro fossilífero desde o período Carbonífero. Protuberâncias superficialmente similares ocorrem sobre ramos de crinoides ordovicianos. Entretanto, estas representam provavelmente um tipo diferente de parasita com afinidades desconhecidas (Robison, 1987).

Os Siboglinidae constituem um grupo enigmático de 100 espécies de vermes tubícolas marinhos, englobando os conhecidos vermes de barba, pogonóforos e vestimentíforos. São animais que vivem em finos tubos enterrados no sedimento, ou em qualquer resíduo que se acumula no bentos, a profundidades que podem chegar a 10 000 m. Internamente possuem um complexo sistema circulatório fechado e um sistema nervoso bem desenvolvido, aparentemente sem nefrídios verdadeiros e trato digestivo nos adultos. Evidências anatômicas, de desenvolvimento, moleculares e de sequências de DNA, permitem situá-lo entre os Annelida, constituindo um grupo de poliquetas altamente especializado.

Distribuição Estratigráfica

Os anelídeos têm uma longa história geológica. Atualmente acredita-se que surgiram em tempos pré-cambrianos, e têm sido considerados como os ancestrais dos atuais representantes dos filos Annelida, Onychophora, Arthropoda e Mollusca, assim como de alguns grupos extintos (Shrock & Twenhofel, 1953).

O parco registro fossilífero possibilita só um esparso e muito fragmentado contorno da sua história evolutiva. Informações adicionais de anatomia comparada e embriologia podem servir de apoio para a reconstrução filogenética do filo em questão.

Quando os anelídeos surgiram é incerto. Os poucos gêneros pré-cambrianos atribuídos a este grupo não apresentam a forma típica dos anelídeos, e alguns especialistas preferem atribuições filéticas alternativas. A atribuição de alguns icnofósseis marinhos pré-cambrianos, como de origem anelídea, é também uma questão em aberto. Contudo, a variedade de pistas é um forte indício para supor a sua ocorrência pelo menos no Pré-Cambriano superior. Considera-se que o ancestral anelídeo foi um organismo infaunístico, marinho vágil, com sexos separados, que desovava no mar, e que não possuía apêndices. Este ancestral pode ter sido uma forma similar a *Palaeoscolex*, que é conhecido primeiramente no Eocambriano.

Parapodia de poliquetas representam um avanço adicional na locomoção. Sugere-se que eles foram desenvolvidos com elementos auxiliares para rastejamento em um meio também fluido, para enterramento peristáltico efetivo. Um ambiente propício para tal evolução é a camada floculenta rica em nutrientes, imediatamente acima do fundo dos mares rasos. Devido à pouca eficiência dos parapodia para natação, parece improvável que eles tenham surgido como adaptação à auxilar na locomoção. Os parapodia são primeiramente conhecidos definitivamente no Mesocambriano, estando presentes posteriormente em muitos fósseis de poliquetas (Robison, 1987).

Outro importante evento na evolução dos poliquetas foi o desenvolvimento dos aparelhos mastigadores resistentes, os escolecodontes. Estes elementos são conhecidos desde o Ordoviciano, sendo mais abundantes em depósitos marinhos rasos. Embora sejam potencialmente úteis para zoneamento bioestratigráfico, os escolecodontes têm merecido poucos estudos, principalmente por questões de dificuldades taxonômicas. Os elementos, que são partes de uma assembleia ou aparato dentário, são encontrados dissociados. Alguns elementos são homomórficos, podendo ser encontrados em mais de um tipo de assembleia natural. Em poucos casos, tais assembleias naturais de escolecodontes têm sido encontradas associadas com outros restos do corpo, e às vezes com estudos pormenorizados, os aparatos dentários podem ser reconstruídos a partir de material dissociado. Entretanto, muitas pesquisas ainda serão necessárias para que o potencial bioestratigráfico destes fósseis esteja completamente explorado. A abundância de escolecodontes no Eopaleozoico indica a separação entre poliquetas errântidos e sedentários antes do Ordoviciano.

Icnofósseis de prováveis anelídeos são abundantes em muitos depósitos marinhos fanerozoicos. Um grande número de pistas e cavidades foram construídas provavelmente por poliquetas. Para proteção, alguns poliquetas secretam tubos calcários robustos onde vivem, outros constroem tubos de mucos, e outros ainda constroem tubos aglutinados por cimentação de grãos de areia, fragmentos de conchas, escamas de peixes ou materiais diversos com muco. Uma forma calcária comum, *Spirorbis*, produz tubos pequenos, solitários e enrolados, encontrados tipicamente fixos a conchas de outros fósseis. Outro grupo é constituído por formas coloniais que produzem tubos longos, finos, enrolados ou contorcidos.

Os poliquetas também constroem tanto tubos calcários quanto aglutinados, que podem formar recifes resistentes a ondas ao longo das costas tropicais e subtropicais. Um exemplo moderno disso é encontrado ao longo de mais de 300 km na costa sudoeste da Flórida.

Embora abundantes nos solos modernos, oligoquetas fossilizados não têm sido definitivamente identificados. Um gênero procedente de depósitos marinhos do Ordoviciano e Siluriano foi referido a esta classe. Entretanto, cada segmento tem dois anéis de pequenas estruturas mamilonares que podem ter setas, e em oligoquetas modernos não se reconhecem estes anéis duplos ou setas. As afinidades deste gênero são duvidosas. Um outro possível indício da classe é uma escavação anelar nos depósitos paleocênicos em Wyoming (Estados Unidos).

Os oligoquetas exibem uma combinação de caracteres primitivos e derivados. Por outro lado, eles são principalmente endoestratais, vágeis, com uma segmentação primitiva e sem apêndices. No entanto, os nefrídios dos oligoquetas tornaram-se altamente especializados para reduzir a perda de fluidos corporais. O hermafroditismo é uma vantajosa especialização, onde o cruzamento ou transporte aquático de gametas não é realizado facilmente. As duas últimas características obviamente correlacionam-se com a adaptação dos hábitats marinhos aos terrestres.

A relação entre oligoquetas e hirudíneas é indicada pela presença de algumas características derivadas, especialmente os sistemas reprodutivo e excretor. Entretanto, a mudança do hábito de viver enterrado pelo parasítico, o resultou em algumas modificações fundamentais nos hirudíneos. Locomoção peristáltica auxiliada por setas foi trocada por rastejamento com movimentos de *looping*, auxiliado por elementos sugadores; e alguns são capazes de nadar. Estas atividades reduzem grandemente a necessidade de um esqueleto hidrostático segmentado. Consequentemente, o celoma hirudíneo foi reduzido, e os septos eliminados (Robison, 1987).

Filogenia

A presença de metâmeros teloblásticos representa uma sinapomorfia decisiva para reconhecer que os anelídeos e artrópodes são táxons proximamente relacionados, originados a partir de um ancestral protostômio segmentado comum. Evidências paleontológicas sustentam que os poliquetas marinhos constituem o grupo derivado mais antigo dentro do filo Annelida. A evolução dos parapódios, juntamente com o bauplan metamerizado, deve ter permitido a locomoção por rastejamento em terra firme, reconhecidos nas formas modernas. A estratégia tubícola, a perda de septos completos, heteronomia e ouras variações presentes nos poliquetas são consideradas secundárias.A linhagem clitelada originou-se a partir da evolução de um complexo estilo de vida hermafrodita, gônadas permanentes, clitelo e outras características. Os oligoquetas são definidos por caracteres primitivos retidos (simplesiomorfias), e por isso pode ser considerado o ancestral da linhagem clitelada e, os hirudinoidos representam os clitelados mais derivados (figura 20.7). É provável que a linhagem clitelada tenha se originado mais próximo temporalmente da origem dos poliquetas, a partir de um grupo preexistente de poliquetas, através de passos evolutivos definidos por modificações morfológicas, anatômicas e comportamentais (Brusca & Brusca, 2007).

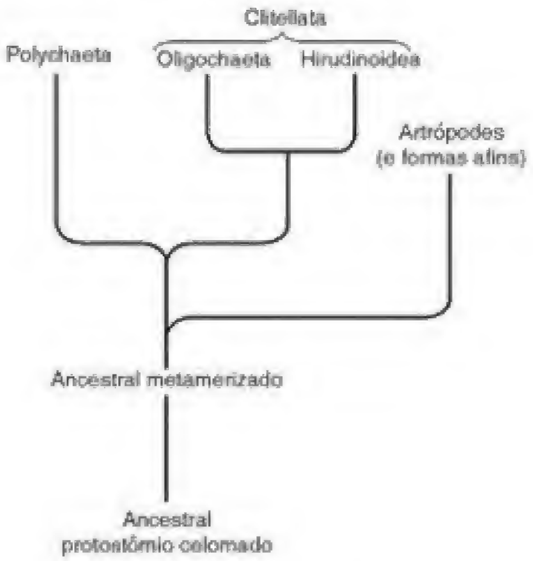


Figura 20.7 Árvore evolutiva dos anelídeos (Brusca & Brusca, 2007).

Aplicações

Por toda a sua existência, desde seu provável surgimento no Pré-Cambriano, os anelídeos têm modificado boa parte dos sedimentos de fundo dos oceanos e dos solos sobre a terra. A vasta quantidade de sedimentos que passa através de seu trato digestivo é modificada física e quimicamente. A mastigação e trituração a que o material sedimentar é sujeito reduz as partículas para um tamanho menor. As ações químicas das diferentes secreções digestivas produzem mudanças composicionais nos sedimentos. Os excrementos, por consequência, geralmente diferem do material originalmente ingerido, mostrando textura mais fina e conteúdo muito baixo ou nulo de matéria orgânica, além de uma marcante redução no conteúdo de sais solúveis. Por estas razões os excrementos são diferentes da rocha circundante.

Atualmente, os vermes terrestres são importantes para a agricultura devido a sua ação na superfície e subsuperfície do solo. As perfurações dos anelídeos marinhos são importantes para a aeração de areias e argilas dos fundos dos mares. Os vermes rastejantes que habitam as areias da zona litoral são elementos efetivos no revolvimento do substrato. Estes anelídeos comem a areia e argila que escavam, e expelem o sedimento rejeitado sobre a superfície, em volta de uma abertura em forma de U.

Sua ocorrência esporádica nas rochas sedimentares reduz fortemente a sua importância estratigráfica. Apenas quando o registro fossilífero é representado pelos aparelhos mastigadores de anelídeos poliquetas (os escolecodontes) é que podem ser interessantes para o uso bioestratigráfico. Em condições especiais, em águas calmas com baixo teor de oxigênio, as partes moles dos anelídeos podem ser preservadas.

Por serem encontrados preferencialmente em regiões neríticas rasas, próximos a recifes de corais, os escolecodontes podem ser considerados bons indicadores de condições paleoceanográficas antigas. São também bons fósseis-guia especialmente no Ordoviciano e Devoniano (Shrock & Twenhofel, 1953).

Lange (1949) realizou um estudo bioestratigráfico baseado em escolecodontes dos estratos da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, cuja resolução parece ser razoável. Para este zoneamento, Lange utilizou tanto as formas restritas a horizontes específicos quanto as que ocorriam em sucessivos estratos.

Referências

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 2007. Filo Annelida: os vermes segmentados. *In*: BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. (eds.). Invertebrados. Rio de Janeiro, Editora Guanabara Koogan S.A., 2ª edição, p. 401-460.

FERNANDES, A. C. S.; POLIVANOV, H. & CARVALHO, I. S. 1987. Novos procedimentos para caracterização de icnofósseis da bacia de Taubaté – SP. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, *Anais*. Rio de Janeiro, 1987, p. 291-306.

HOWELL, B. F. 1962. Worms. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. New York, The University of Kansas Press and Geological Society of America, Part W, Miscellanea, p. W144-W177.

LANGE, F. W. 1949. Polychaete Annelids from the Devonian of Paraná, Brazil. *Bulletin of American Paleontology*, New York, *33*(104): 1-102.

MOORE, R. C.; LALICKER, C. G. & FISCHER, A. G. 1952. *Invertebrate Fossils*. New York, McGraw Hill Book Company, 766 p.

ROBISON, R. A. 1987. ANNELIDA. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates*. London, Blackwell Scientific Publications, p. 194-204.

SHROCK, R. R. & TWENHOFEL, W. H. 1953. *Principles of Invertebrate Paleontology*. New York, McGraw-Hill Book Company, p. 503-530.

SYLVESTER, R. K. 1959. Scolecodonts from Central Missouri. *Journal of Paleontology*, Tulsa, *33*(1): 33-49.

SZANIAWSKI, H. 1996. Scolecodonts. *In*: JANSONIUS, J. & McGREGOR, D. C. (ed.). Palynology: principles and applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, *1*: 337-354.

TASCH, P. 1973. *Paleobiology of the Invertebrates*. John Wiley & Sons, New York, p. 443-473.

WALCOTT, C. D. 1911. Middle Cambrian Annelids. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, Washington, *57*: 109-142.

21

Artrópodes

Ismar de Souza Carvalho
Marco Aurélio Vicalvi
Maria da Glória Pires de Carvalho

O filo Arthropoda possui uma longa história evolutiva que remonta ao Proterozoico, tendo sido ao longo do tempo geológico bastante sensível às influências ambientais e evoluído rapidamente. Compreendem uma grande quantidade e diversidade de formas já extintas, como os trilobitas e outras ainda viventes mas também identificadas no registro fossilífero, tais como os insetos, caranguejos, ostracodes, camarões, aranhas e escorpiões. O agrupamento de animais tão distintos e geralmente muito especializados num único filo, conduz a uma classificação artificial do grupo (Robinson & Kaesler, 1987). Há duas diferentes correntes com relação à origem dos artrópodes. Seriam eles monofiléticos ou polifiléticos? Para uns, os artrópodes são um grupo polifilético, sendo que o processo de "artropodização" ocorreu pelo menos três vezes ao longo do tempo geológico. Tal fato teria originado três ou mais filos distintos (Clarkson, 1984; 1998). Para outros a "artropodização" ocorreu uma vez apenas e assim o filo é considerado monofilético (Brusca & Brusca, 1990). Optamos por mantê-los como um filo único.

Os artrópodes são triploblásticos e têm um celoma reduzido. São simétricos bilateralmente, com um corpo segmentado dividido em regiões especializadas, incluindo a cabeça com centros nervosos e sensoriais. Possuem uma cobertura externa para o corpo – a cutícula – a qual funciona como um exoesqueleto, dando suporte e proteção para as partes moles. Possuem também séries pares de apêndices e largas cavidades sanguíneas. Apesar da função primária dos apêndices ser a locomoção, a evolução conduziu a modificações de alguns dos apêndices para outras funções, como a alimentação, respiração, percepção sensorial e acasalamento. O crescimento confina-se a curtos períodos quando o exoesqueleto é abandonado e outro maior, gerado (Stormer, 1959; Robinson & Kaesler, 1987).

O filo, com mais de um milhão de espécies viventes já descritas, em verdade, é um complexo conjunto de pelo menos seis grandes grupos: Onychophora, Pentastomida, Tardigrada (esses três considerados como pró-artrópodes), Trilobitomorpha, Chelicerata e Mandibulata, os quais são considerados, por alguns estudiosos, como ramos separados.

Os onicóforos são pequenos animais terrestres que habitam os diversos continentes ao sul do Trópico de Câncer, vivendo em lugares úmidos. Possuem um par de antenas, cabeça não diferenciada e até 40 pares de pernas muito primitivas e dotadas de garras. São conhecidas cerca de cem espécies recentes e, no Brasil, é bem representado pelo gênero *Peripatus*. O grupo é considerado como um elo entre anelídeos e artrópodes. O curioso é que no documentário paleontológico são conhecidos do Cambriano da British Columbia, Canadá, onde é representado pelo gênero *Aysheaia*, com sua morfologia um tanto semelhante a das espécies recentes. Foi encontrado em sedimentos marinhos ao lado de uma associação fossilífera excepcionalmente bem preservada fósseis de onicóforos são, até o presente, completamente desconhecidos ao longo do intervalo entre o Cambriano Superior e oRecente.

Os tardígrados bem como os pentastomídeos ainda não foram registrados no documentário paleontológico. Os primeiros são animais milimétricos que vivem em ambientes úmidos e os últimos, com aspecto vermiforme, são parasitas das vias respiratórias de vertebrados carnívoros. Como não apresentam importância paleontológica, não serão discutidos no presente capítulo.

Os trilobitomorfos são artrópodes marinhos exclusivos da era Paleozoica. São encontrados fósseis nas bacias do Paraná, Parnaíba, Amazonas, Parecis e Jatobá principalmente em rochas do Devoniano e Carbonífero. Possuíam um exoesqueleto quitinoso, com uma trilobação longitudinal em sua superfície dorsal (Camacho, 1974).

Os quelicerados vão constituir uma das importantes linhas evolutivas dos artrópodes. Seu corpo é dividido em **cefalotórax** ou **prossoma** e **abdômen** ou **opistossoma**. Sua característica principal está na presença de apêndices pré-orais auxiliares para a alimentação denominados **quelíceras**. Os primeiros apêndices pós-orais são os **pedipalpos**, modificados para diversas funções nos diferentes grupos do subfilo em questão. Duas são as classes mais importantes: merostomados e aracnídeos. A classe dos merostomados é caracterizada por animais aquáticos, tais como os xifosuros, conhecidos desde o Ordoviciano mas com cinco espécies viventes do gênero *Limulus* (denominado popularmente de *king crabs*), e pelos euripterídeos ou gigantostráceos, formas paleozoicas encontradas do Cambriano ao Permiano. Provavelmente foram os maiores artrópodes, atingindo 3 m de comprimento. Os outros quelicerados importantes são as aranhas e os escorpiões que constituem a classe dos aracnídeos. Dentre os animais terrestres mais antigos que se conhece estão os escorpiões do Siluriano da Europa e da América do Norte. No documentário paleontológico do Brasil, já foram assinalados aranhas e escorpiões no Membro Crato da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. Além das mencionadas aranhas e escorpiões, os demais aracnídeos não apresentam importância paleontológica (Brito *et alii*, 2000).

Os mandibulados compreendem três importantes grupos de artrópodes considerados por muitos autores como classes: crustáceos, insetos e miriápodes, as duas últimas denominadas em conjunto como uniramia. Os miriápodes são classificados por grande número de pesquisadores como pertencentes a quatro classes diferentes.

Dentre os crustáceos estão muitos dos importantes grupos de interesse paleontológico, tais como os ostracodes, pequenos animais dotados de concha bivalve, fundamentais para estudos bioestratigráficos de sedimentos procedentes de sondagem. Os crustáceos serão descritos, com algum detalhe, ainda neste capítulo.

Os insetos ou hexápodes são animais terrestres com o corpo nitidamente subdividido em cabeça, tórax e abdômen. Possuem um par de antenas, três pares de patas e geralmente dois pares de asas. Muitos apresentam estágios larvares no seu desenvolvimento, como as efêmeras, cujas ninfas (larvas aquáticas) são comuns no documentário fossilífero do Membro Crato da Formação Santana (Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe), de onde se conhecem grande número de espécies e de indivíduos, de pelo menos quinze ordens, excepcionalmente bem preservados. Os insetos são conhecidos desde o Devoniano e constituem três quartos das espécies de animais estudadas. São artrópodes de pequeno tamanho. O maior que a Paleontologia conhece é a libélula do gênero *Meganeura*, do Carbonífero Superior, que atingiu 75 cm de envergadura. Atualmente, os maiores insetos, tais como as mariposas, atingem no máximo 28 cm de comprimento.

Os miriápodes são as lacraias, gongolos, além de grupos menores. Sua principal característica é o corpo alongado com grande número de segmentos, dos quais destacam-se um ou dois pares de patas. Na cabeça, um tanto diferenciada do corpo, há um par de antenas. Embora conhecidos desde o Paleozoico médio, não apresentam importância paleontológica. Ainda não foram encontrados no documentário fossilífero do Brasil.

O registro fóssil dos artrópodes resulta principalmente da preservação dos espécimens que possuem um exoesqueleto mineralizado e reforçado com carbonato de cálcio ou fosfato de cálcio, tais como os trilobitas e crustáceos. Muitos grupos possuem um

exoesqueleto não mineralizado o qual geralmente não é preservado. A importância geológica deste grupo relaciona-se à sua rápida evolução, que é relativamente fácil de ser observada nas feições morfológicas, possibilitando o uso de alguns fósseis, como trilobitas e ostracodes, em bioestratigrafia. Também são bastante sensíveis aos ambientes em que vivem, ajudando assim na reconstrução dos paleoambientes.

Morfologia

Os artrópodes, juntamente com os anelídeos e formas afins, vão constituir o grande conjunto de invertebrados segmentados. São metazoários, triploblásticos, celomados, protostômios, com nítida simetria bilateral e dotados de apêndices articulados (Barnes, 1963, 1990). Ultrapassam todos os outros grupos animais na diversidade de formas, distribuição ecológica e número de espécies e de indivíduos. Dentre eles temos grupos de invertebrados completamente adaptados à vida continental com muito sucesso, inclusive com condições de voar. A sua irradiação adaptativa permitiu a ocupação de praticamente todos os nichos ecológicos (Storer *et alii*, 1986). Representam o ápice da evolução dos protostômios que, provavelmente, derivaram de um ancestral comum com os anelídeos e, mais remotamente, com os moluscos.

A segmentação corporal indica a relação próxima entre anelídeos e artrópodes. A maioria das diferenças entre os dois filos pode ser reconhecida quando do processo de esclerotização nos artrópodes – no qual a cutícula envolvente foi diferencialmente espessada e endurecida para a formação de um exoesqueleto articulado. Tal situação iniciou o novo plano de organização estrutural, em que o controle da forma do corpo foi transferido da musculatura (em seus ancestrais anelídeos) para o exoesqueleto. As profundas diferenças morfológicas durante a evolução deste filo, como extensões laterais do exoesqueleto, fez com que os artrópodes fossem os primeiro animais a voar (Robinson & Kaesler, 1987).

O corpo é revestido por um exoesqueleto de quitina, flexível e elástico, mas muitas vezes impregnado de carbonato ou fosfato de cálcio. A quitina é insolúvel na água, em ácidos diluídos, bem como no suco gástrico de muitos animais. Este exoesqueleto, com sua camada externa, cerosa; a média, rija; e a interna, não mineralizada, é trocado periodicamente. A muda ou ecdise se processa várias vezes durante o crescimento do animal, depois do início da formação de um novo exoesqueleto que, enquanto não enrijecido, permite o seu desenvolvimento. Para citar um exemplo de fácil observação, é muito comum na época do canto das cigarras, a presença de exoesqueletos desses insetos abandonados nas árvores com a parte dorsal rompida.

O exoesqueleto é construído por um espesso conjunto de placas – os **escleritos** – separados por membranas mais finas flexíveis, que formam as juntas de articulação necessárias ao movimento. Na cutícula estão inseridas estruturas sensoriais semelhantes à pelos, denominadas **setae** e diferentes tipos de espinhos. O agrupamento de segmentos do corpo em regiões especializadas denomina-se **tagmata**, e são encontrados em todos os artrópodes. Podem compor estruturas tais como o céfalo, tórax e pigídio dos trilobitas ou o cefalotórax e abdômen nos crustáceos (figura 21.1).

Dentre os artrópodes primitivos, a maioria dos segmentos (separados ou fusionados), contém um par de apêndices dispostos ventralmente. Estes são compostos por uma série de **podômeros** cilíndricos esclerotizados unidos por membranas flexíveis. A esclerotização possibilitou o desenvolvimento de diversos tipos de apêndices, que incluem **antennae** para funções sensoriais e de locomoção, **mandibulares** para a mastigação, **maxillae** e **maxillipedes** para a manipulação dos alimentos, e **quelípedes**, cada um com pinças distais (ou **quelas**) para apreensão, corte dos alimentos, ataque e defesa do animal. Os apêndices dos artrópodes podem ser de dois tipos básicos, projetados a partir de um podômero proximal (**coxa**): com apenas um ramo (**unirramoso**) ou com bifurcação (**birramoso**). Neste último caso um dos ramos – **endopodito** – é utilizado para locomoção, e o outro – **exopodito** – geralmente com muitos filamentos serve para respiração e ou natação. Outros ramos (**exitos**) podem se desenvolver secundariamente.

A cor dos artrópodes, de grande interesse na zoologia, perde sua importância na fossilização.

Na morfologia dos diversos grupos temos que considerar a subdivisão do corpo, a distribuição dos apêndices cefálicos, toráxicos e abdominais.

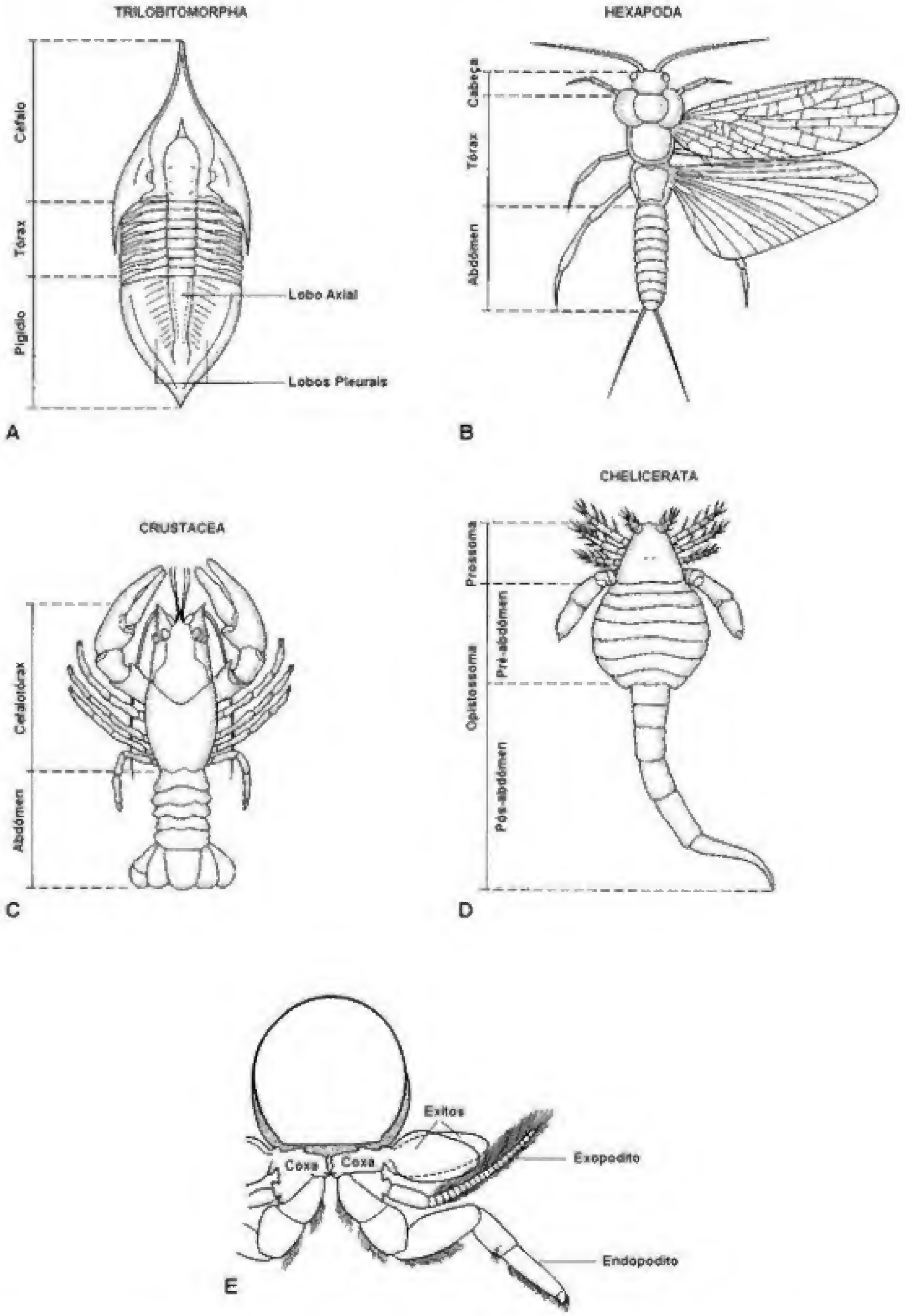


Figura 21.1 (A-D) Divisões especializadas (tagmata) do corpo de diferentes grupos de artrópodes. (E) Estrutura de um apêndice birramoso de um crustáceo (modificado de Robinson & Kaesler, 1987).

Os trilobitas apresentam o corpo com cabeça, tórax e pigídio e o corpo nitidamente trilobado no sentido longitudinal. Os quelicerados com cefalotórax e abdômen e os crustáceos apresentando cabeça, tórax e abdômen ou também em cefalotórax e abdômen, são de aspecto inconfundível. Já os insetos são nitidamente subdivididos em cabeça, tórax e abdômen, e os miriápodes apresentam apenas cabeça e tronco. Quanto à distribuição dos apêndices cefálicos, insetos, miriápodes e trilobitas são dotados de um par de antenas, os crustáceos de dois pares e os quelicerados não apresentam esse órgão, e sim, um par de quelíceras e outro de pedipalpos. As patas locomotoras são em número de três pares para os insetos, quatro para aranhas e escorpiões, cinco para os crustáceos evoluídos, um ou dois pares para cada segmento dos miriápodes, só para citar os exemplos mais comuns.

Para a descrição de um artrópode fóssil o fundamental é a forma do animal delineada pelo exoesqueleto que, em alguns casos, apresenta-se com a forma de uma concha bivalve como no caso dos ostracodes e dos conchostráceos que pertencem a grupos de crustáceos conforme será detalhado adiante.

Classificação

A classificação dos artrópodes é bastante complexa, sendo que os caracteres comumente utilizados para a definição dos *taxa* de maior categoria taxonômica incluem a estrutura do tagmata (em especial a região da cabeça), bem como a estrutura, número e arranjo dos apêndices. A organização nas diferentes classes, ordens e famílias é bem variável, tendo sido aqui adaptada as classificações de Moore (1969) e Robinson & Kaesler (1987).

O filo dos artrópodes foi subdividido da seguinte maneira:

Subfilo Trilobitomorpha (Cambriano–Permiano)
  Classe Trilobita (Cambriano–Permiano)

Subfilo Chelicerata (Cambriano–Recente)
  Classe Merostomata (Cambriano–Recente)
  Classe Arachnida (Siluriano–Recente)
  Classe Pycnogonida (Devoniano–Recente)

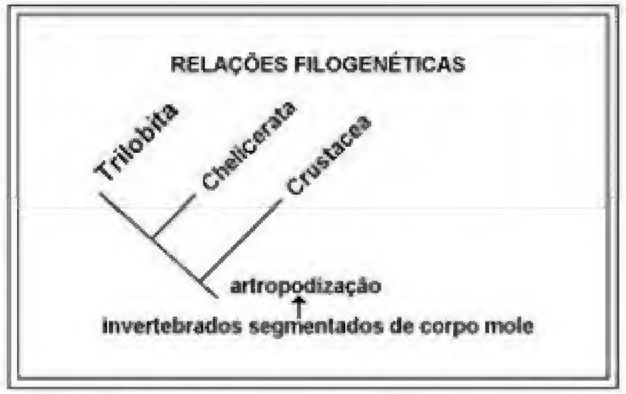
Subfilo Mandibulata (Cambriano–Recente)
  Classe Chilopoda (Cretáceo–Recente)
  Classe Diplopoda (Siluriano–Recente)
  Classe Symphyla (Oligoceno–Recente)
  Classe Insecta (Devoniano–Recente)
  Classe Crustacea (Cambriano–Recente)
  Classe Pauropoda – Não tem documentário paleontológico conhecido.

Subfilo Trilobitomorpha
(Cambriano–Permiano)

A. Classe Trilobita
(Cambriano–Permiano)

Os trilobitas possuem determinadas características que permitem sua classificação entre os artrópodes. Deste modo, o esquema geral de organização do corpo, sua anatomia e fisiologia são inferidos por analogia com os dos artrópodes atuais.

Entretanto, suas relações com os outros grupos deste filo não são até o presente satisfatoriamente conhecidas. A hipótese mais aceita é que os Chelicerata e Trilobita são *taxa*-irmãos e estes são, por sua vez, grupos-irmãos dos Crustacea (Eldredge, 1977). Estas relações são assim representadas:



O nome **trilobita** (latim *tri* = três + *lobus* = lobo) advém da presença de dois sulcos longitudinais na superfície dorsal, provocando uma distinta trilobação, o que resulta em uma região axial e duas laterais. Entretanto, esta não é uma característica única dos trilobitas; muitos merostomados são também distintamente trilobados. Transversalmente são diferenciadas três áreas: anterior, mediana e posterior (figura 21.2).

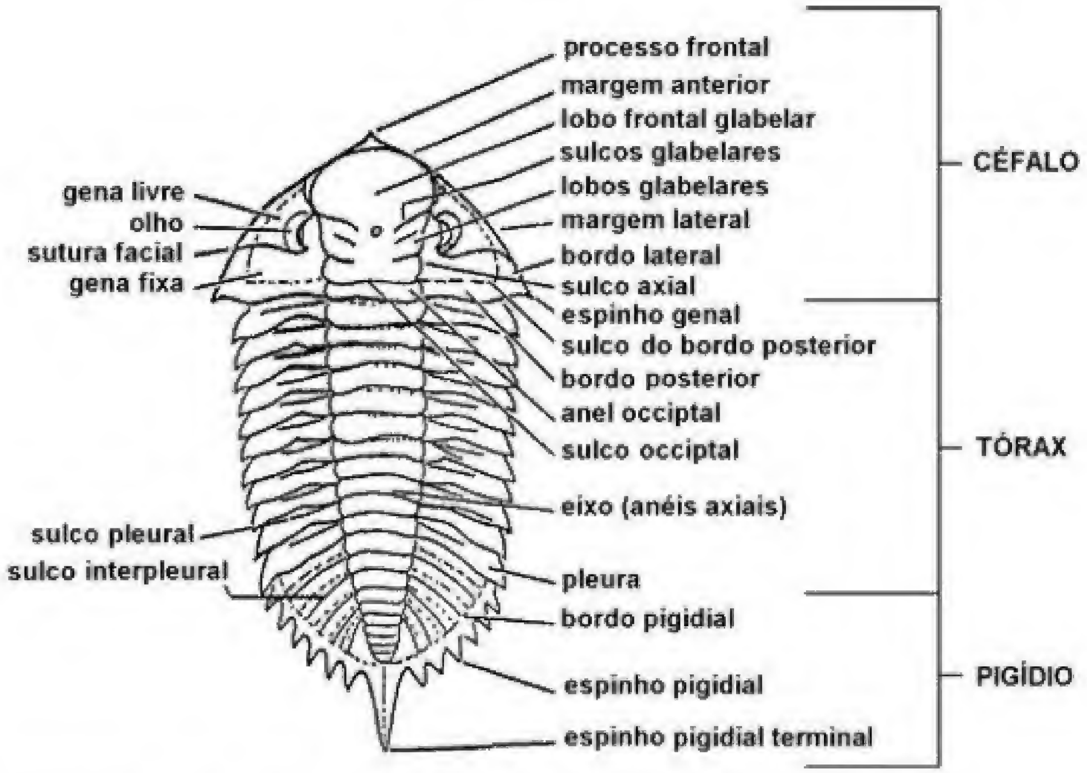


Figura 21.2 Nomenclatura do exoesqueleto de um trilobita Calmoniidae em vista dorsal.

Apresentam o corpo achatado e os olhos dorsais, adaptações estas favoráveis a um modo de vida bentônico. Foram predominantemente epibentônicos de águas costeiras, rasas e bem oxigenadas. A variação no tamanho, posição dos olhos e distribuição de espinhos indicam que estes organismos apresentavam diversos estilos de vida, dentro de uma variedade de hábitats marinhos. A maioria locomovia-se no fundo arenoso ou lamoso, utilizando seus apêndices locomotores. Certos grupos levavam uma vida pelágica e outras formas menores foram planctônicas (Schoenemann *et alii*, 2010).

Possuíam um exoesqueleto quitinoso, mineralizado na superfície dorsal (carapaça) e em uma pequena parte ventral restrita à região cefálica. A presença desta carapaça permitiu sua preservação em diferentes fácies sedimentares marinhas, uma vez que estes animais foram exclusivamente marinhos.

A análise tafonômica dos trilobitas devonianos Phacopida da Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná) demonstrou que muitas das espécies fósseis descritas não são válidas, pois os caracteres morfológicos que as diagnosticam são o produto de alterações durante a fossilização e pós-fossilização (intemperismo). Um dos aspectos relevantes para a preservação diferencial é a litologia (arenitos e lamitos), pois a compactação e a intemperização ocorrem de maneira diferente (Soares *et alii*, 2008).

Eles são, sem dúvida alguma, os mais importantes fósseis de artrópodes, principalmente da era Paleozoica. Em rochas marinhas cambrianas eles são tão abundantes que algumas vezes refere-se ao Cambriano como a "idade dos trilobitas".

O enrolamento foi aparentemente um recurso de defesa comum entre os trilobitas, não só com relação aos seus predadores como também a qualquer adversidade do ambiente, para protegerem a região ventral, mais vulnerável por não ser mineralizada. Esta propriedade deve ter surgido no curso da evolução destes organismos, já que no Cambriano Inferior e Médio é muito raro se encontrar exemplares enrolados, ao passo que a partir do Ordoviciano são cada vez mais frequentes os fósseis nesta posição.

São comuns as pistas e marcas de repouso produzidas pelos trilobitas, sendo as mais comuns designadas como *Cruziana* e *Rusophycus*.

Os fósseis de trilobitas consistem na preservação do seu exoesqueleto mineralizado ou como moldes, internos ou externos. Frequentemente são encontrados espécimens completos, levemente comprimidos ou enrolados. Entretanto, partes desarticuladas do exoesqueleto são os restos mais frequentes desses organismos.

Excepcionalmente, pode-se encontrar estruturas frágeis fossilizadas, tais como as antenas e os apêndices locomotores e respiratórios.

Morfologia

O corpo dos trilobitas tinha uma construção trilobada, graças à presença de dois sulcos longitudinais na superfície dorsal, originando um eixo central – **lobo axial** – e duas áreas laterais – **lobos pleurais**, motivo da designação do grupo como já dito anteriormente (figuras 21.2 e 21.3). Além desta, possuem outras três divisões, o **céfalo**, o **tórax** e o **pigídio**. Uma das características comuns em muitos invertebrados primitivos é a **segmentação** do corpo, mascarada nos grupos mais evoluídos. Traços dessa segmentação são vistos nos trilobitas, que provavelmente evoluíram de um ancestral vermiforme em algum tempo no Pré-Cambriano.

O **exoesqueleto dorsal** (*carapaça*) consistia em partes fusionadas ou não do integumento mineralizado (escleritos), cobrindo os sucessivos segmentos do corpo. Cada cobertura individual denomina-se **tergito** (figura 21.4A). Esse esqueleto dorsal continuava ventralmente, formando a **dobra** (figura 21.4B).

Os escleritos ventrais consistiam em áreas separadas denominadas **placa rostral, hipostoma** e **metastoma,** respectivamente, restritas à região cefálica (figura 21.4B).

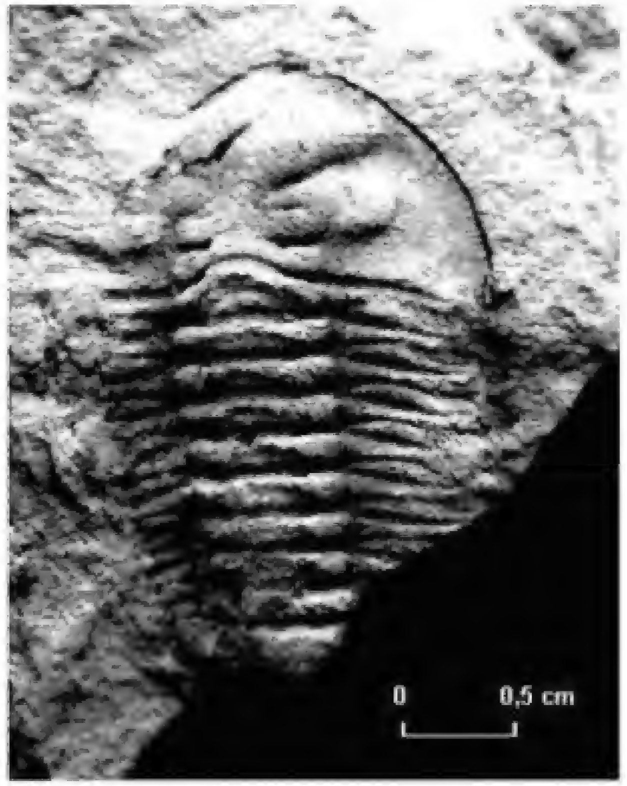


Figura 21.3 Trilobita proveniente da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná. Exemplar UFRJ-DG 087 Tr.

Os tergitos anteriores e suas extensões laterais são fusionados, formando um tagma rígido denominado **céfalo**; os posteriores são também fusionados em uma placa rígida denominada **pigídio**. Entre o céfalo e o pigídio, encontram-se os tergitos individualizados, articulados, flexíveis, formando o **tórax**.

Quanto ao tamanho do pigídio do trilobita em relação ao céfalo, o trilobita é dito **micropígio** (pigídio pequeno), **macropígio** (quando é grande) e **isopígio** (igual ou subigual).

Os sulcos longitudinais dividem o céfalo em uma região mediana – **glabela** – e duas laterais – **genas**. Estas por sua vez podem ser livres quando localizadas externamente à **sutura facial**; e **fixas**, quando posicionadas internamente, em contato com a glabela, formando juntamente com esta, o **cranídio**. A grande maioria das espécies portava **olhos compostos**, bem desenvolvidos, localizados dorsalmente nos lobos laterais. Estes eram de dois tipos: **holocroais**, na maioria e **esquizocroais**, nos facópidas e outros poucos gêneros. Algumas formas eram desprovidas de olhos.

Os olhos compostos dos trilobitas são, sem dúvida alguma, o exemplo mais antigo de visão eficiente no reino animal.

As suturas faciais provavelmente desempenharam um importante papel na vida dos trilobitas, uma vez que, durante as **ecdises** era através delas que o exoesqueleto se rompia. A sutura facial percorria dorsalmente o céfalo, desde a região anterior até a posterior, circundando, em parte, os olhos. Pode-se reconhecer quatro tipos principais de sutura facial: **marginal, propária, gonatopária** e **opistopária** (figura 21.4C).

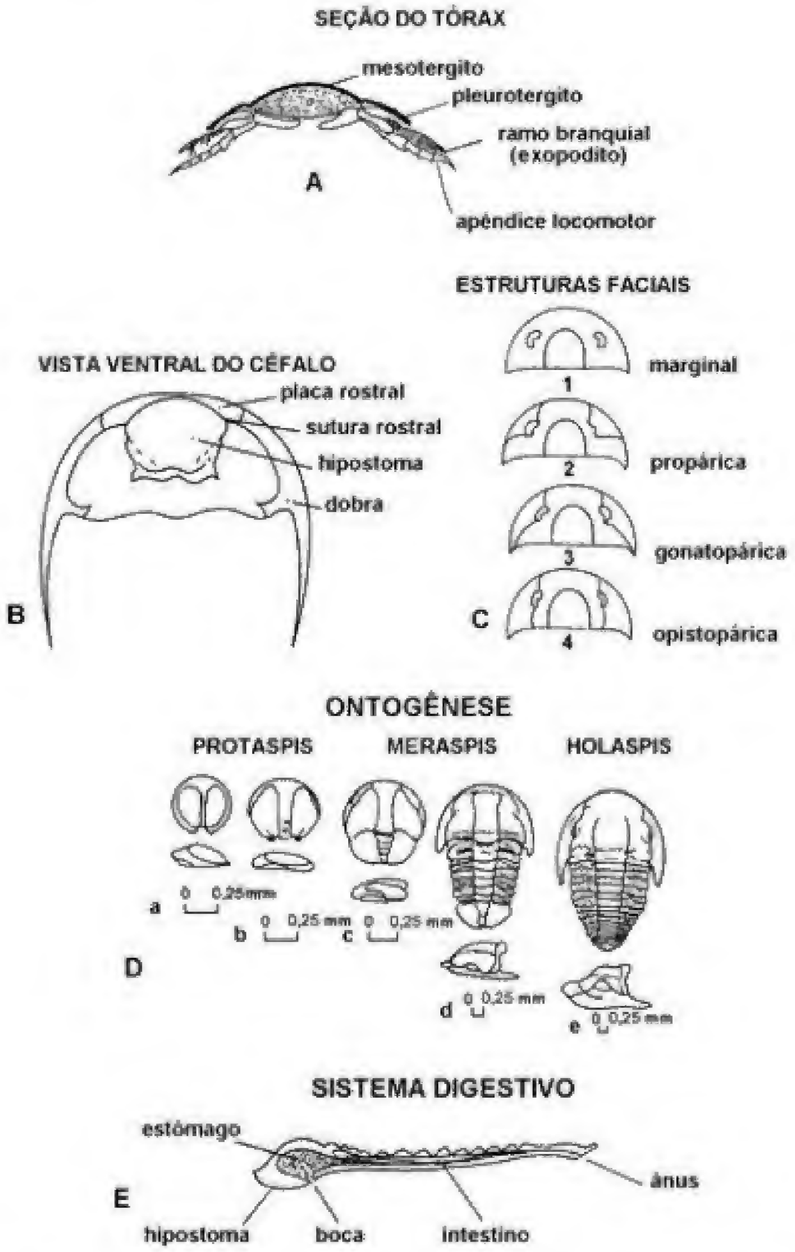


Figura 21.4 (A) Seção esquemática transversal do tórax de um trilobita, mostrando a estrutura básica de um tergito (modificado de Mendes, 1982). (B) Vista ventral do céfalo (Redlichiida, *Paradoxides gracilis*, Cambriano Médio da Bohemia (modificado de Levi-Setti,1993). (C) Suturas faciais: diferentes tipos: 1 – Marginal; 2 – Propárica; 3 – Gonatopárica; 4 – Opistopárica. (D) Ontogênese de *Crassifimbria walcotti*, Cambriano Inferior, Nevada (Palmer, 1958). (E) Sistema digestivo esquemático de um trilobita.

Os apêndices dos trilobitas raramente se preservaram, fossilizando-se apenas em condições excepcionais. De posição ventral, estes consistiam em **um par de antenas unirramadas**, multissegmentadas, de posição anterior; seguia-se um número variável de **apêndices birramosos**, pares, indiferenciados, quatro dos quais são cefálicos e pós-oral. Estes eram compostos por dois ramos, um para a locomoção e outro com brânquias, para a respiração; provavelmente eram também funcionais na alimentação (figura 21.4A).

A cada segmento torácico corresponde um par de apêndices iguais (exceto em tamanho) e que não se diferenciam para as diferentes funções, como visto, por exemplo, nos crustáceos.

A superfície externa da carapaça de muitos trilobitas mostrava poros e tubérculos de diferentes tamanhos. Estes provavelmente estariam relacionados aos vários sistemas e órgãos sensoriais.

O desenvolvimento ontogenético dos trilobitas é bem conhecido devido ao número suficientemente abundante de espécimens no registro fossilífero. Basicamente compreende três estágios larvais: o primeiro, período **protaspis** – caracterizava-se por um exoesqueleto subcircular, sem articulação, com menos de 1 mm de comprimento. Um período intermediário – **meraspis** – iniciado com a separação do exoesqueleto dorsal em um céfalo, tórax e pigídio. Através de mudas subsequentes o animal atingia a forma de um trilobita em miniatura, com o número de segmentos torácicos próprios da espécie. Esta fase é a denominada **holaspis** (figura 21.4D).

Graças à preservação excepcional de alguns espécimens em folhelhos escuros e a utilização de técnicas de raios X, tem-se algum conhecimento sobre o sistema digestivo e a musculatura básica de um trilobita.

O trato digestivo foi relativamente simples. No lado ventral do céfalo localizava-se a boca; desta seguia o esôfago em direção anterior, encontrando o estômago, de posição dorsal. Da porção posterior do estômago se estendia o intestino, reto, até o ânus, no pigídio (figura 21.4E).

Classificação

A classe dos trilobitas compreende oito ordens, de acordo com a classificação proposta por Fortey (1997), embora outros autores não sigam esta proposição.

Ordem Agnostida

(Cambriano Inferior–Ordoviciano Superior)

Pequenos trilobitas com céfalo e pigídio subiguais, 2-3 segmentos torácicos, normalmente cegos e sem sutura facial. Inclui duas subordens: Agnostina (sem olhos ou sutura facial; *Agnostus*, figura 21.5A,a) e Eodiscina (sem ou com olhos; sutura facial, quando presente propárica; *Eodiscus* e *Pagetia*, figura 21.5A,b-c).

Ordem Redlichiida

(Cambriano Inferior–Cambriano Médio)

Trilobitas com um grande céfalo semicircular e espinhos genais bem desenvolvidos; numerosos segmentos torácicos com pleuras geralmente terminando em espinhos; micropígios. Suturas faciais opistopárica e olhos grandes.

Compreende duas subordens: Olenellina (ex.: *Olenellus*, figura 21.5B), característica da Província Atlântica (Europa, leste da América do Norte e norte da África), durante o Cambriano Inferior; e Redlichiina (ex.: *Redlichia*).

Ordem Corynexochida

(Cambriano Inferior–Devoniano Médio)

Trilobitas com céfalo semicircular e espinhos genais bem desenvolvidos ou não; glabela geralmente com os lados subparalelos, às vezes expandida para frente, atingindo o bordo anterior; olhos tipicamente grandes, geralmente associados com cristas oculares. Sutura facial opistopárica. Tórax composto por 7-8 segmentos (variando de 2-12) com pleuras terminando em espinhos (ou não). Macropígios, com espinhos marginais ou não.

Esta ordem inclui três subordens: Corynexochina (ex. *Olenoides*, figura 21.5C,a), Illaenina (ex.: *Ectillaenus*, figura 21.5C,b) e Leiostegiina (ex.: *Illaenurus*, figura 21.5C,c).

Ordem Lichida

(Ordoviciano Inferior–Devoniano Médio)

Trilobitas de tamanho médio a grande, com suturas faciais opistopárias. Pigídio grande com as regiões pleurais geralmente achatadas. Superfície dorsal do exoesqueleto com tubérculos, como em *Terataspis* (figura 21.5D); *Uralichas ribeiroi*, do Ordoviciano de Portugal, alcançou 70 cm de comprimento. É um dos maiores trilobitas conhecidos.

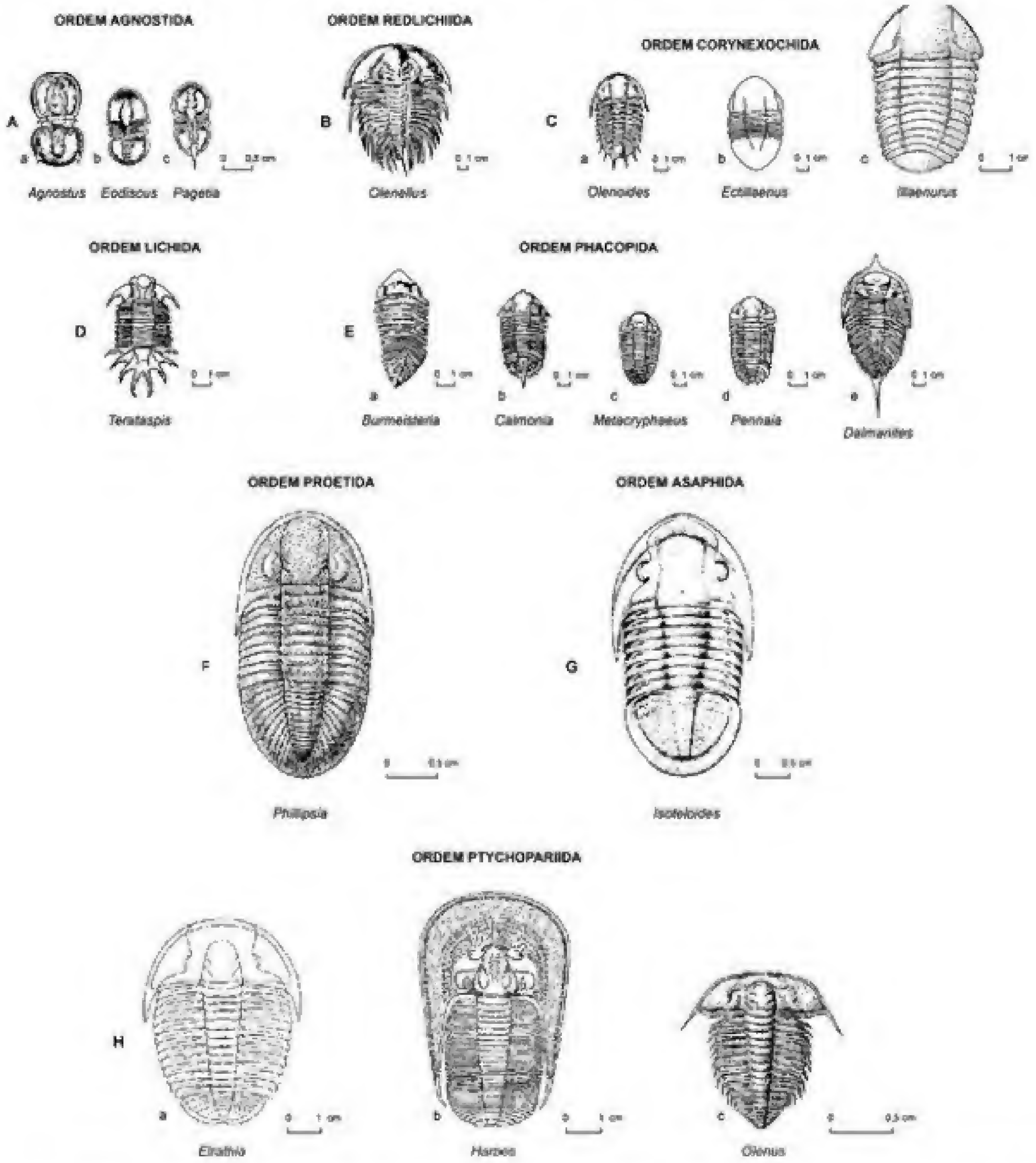


Figura 21.5 (A) Trilobitas da ordem Agnostida. a, *Agnostus*, cosmopolita; b, *Eodiscus*, Canadá, Europa, Rússia (Plataforma Siberiana); c, *Pagetia*, Burguess Shale, Canadá. (B) Ordem Redlichiida, *Olenellus*, Cambriano Inferior da América do Norte, Groenlândia e Escócia. (C) Ordem Corynexochida. a, *Olenoides*, Cambriano Médio a ?Cambriano Superior da América do Norte, América do Sul (Argentina) e Ásia; b, *Ectillaenus*, Ordoviciano da Europa; c, *Illaenurus*, Cambriano Superior da América do Norte. (D) Ordem Lichida, *Terataspis*, Devoniano Inferior (parte superior) da América do Norte. (E) Ordem Phacopida. a, *Burmeisteria notica*, Devoniano Inferior da Bacia do Paraná, Formação Ponta Grossa; pequeno indivíduo, tendo a espécie alcançado até 15 cm de comprimento; b, *Calmonia signifer*; c, *Metacryphaeus australis*; d, *Pennaia pauliana*, todos também presentes no Devoniano da Bacia do Paraná; e, *Dalmanites caudatus*, Inglaterra.(F) Ordem Proetida, *Phillipsia*, Carbonífero da América do Norte e Europa. (G) Ordem Asaphida, *Isoteloides*, Ordoviciano Inferior da América do Norte. (H) Ordem Ptychopariida. a, *Elrathia*, Cambriano Médio do Oeste dos Estados Unidos; b, *Harpes*, Devoniano Médio da Europa, Norte da África e provavelmente Ásia e Austrália; c, *Olenus*, Cambriano Superior, Norte da Europa, América do Norte e Ásia.

Ordem Phacopida

(Ordoviciano Inferior–Devoniano Superior)

Trilobitas com suturas faciais do tipo propária ou gonatopária, raramente opistopária, ou ausentes. Campo pré-glabelar curto ou inexistente. Tórax com 8 a 19 segmentos (figura 21.5E).

Os facópidas incluem três subordens: Calymenina (exs.: *Calymene*, *Burmeisteria*, figura 21.5E,a); Cheirurina (ex.: *Ceraurus*); Phacopina (exs.: *Calmonia*, *Metacryphaeus*, *Pennaia* e *Dalmanites*, figura 21.5E,b-e).

Os facópidas são de grande importância para o Devoniano brasileiro com muitos gêneros característicos da Província Malvinocáfrica, tais como *Calmonia* e *Metacryphaeus* (figuras 21.6, 21.7, 21.8 e 21.9).

Esta ordem é bem conhecida nas unidades paleozoicas brasileiras. Na Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa, Devoniano Inferior) ocorrem *Calmonia*, *Paracalmonia*, *Tibagya*, *Pennaia* e *Burmeisteria*. Este último gênero também está presente na Bacia do Parnaíba (Formação Pimenteira, Devoniano Médio). Na Bacia do Amazonas (Formação Maecuru, Devoniano Médio) temos *Phacopina*, *Vogesina* e *Amazonaspis* (figura 21.10). Já *Metacryphaeus* é um calmoniída comum ao Devoniano das bacias do Paraná e Parnaíba (Carvalho & Edgecombe, 1991; Carvalho *et alii*, 1987; Carvalho *et alii*, 1997).

Ordem Proetida

(Cambriano Médio–Permiano Médio)

Pequenos trilobitas com sutura facial opistopárica; glabela geralmente grande e bem definida, podendo ter 4 pares de sulcos glabelares; olhos geralmente grandes. Tórax com 8-22 segmentos (os típicos com 10). Micropígios ou isopígeos e frequentemente sem espinhos, como, por exemplo *Phillipsia* (figura 21.5F).

No Brasil, segundo Carvalho & Fonseca (1988), espécimens do gênero *Ameura* ocorrem no Carbonífero superior das bacias do Amazonas (Formação Itaituba) e Parnaíba (Formação Piauí).

Ordem Asaphida

(Cambriano Superior–Siluriano Inferior)

Trilobitas com céfalo e pigídio geralmente com tamanho iguais (há exceções); glabela com sulcos glabelares fracos ou ausentes; olhos geralmente grandes (algumas formas secundariamente cegas); dobra geralmente larga; gena livre tipicamente separada por um sulco ventral mediano; sutura opistopárica. Um gênero desta ordem é *Isoteloides* (figura 21.5G).

Ordem Ptychopariida

(Cambriano Inferior–Devoniano Superior)

Ampla e heterogênea ordem, com classificação problemática. Céfalo geralmente com sutura facial opistopárica; 3 ou 2 pares de sulcos glabelares (ausente em alguns gêneros); tórax tipicamente com 8 ou mais segmentos; forma do pigídio variável mas tipicamente de pequeno tamanho, com borda. Compreende três subordens (figura 21.5H): Ptychopariina (ex.: *Elrathia*); Harpina (ex.: *Harpes*); Olenina (ex.: *Olenus*).

Distribuição Estratigráfica

Os primeiros trilobitas são encontrados em rochas do Cambriano Inferior e se extinguiram no Permiano Superior. Seu clímax deu-se no Cambriano Superior. Ao final deste período, as faunas de trilobitas sofreram marcadas crises; do antigo estoque poucos foram os que sobreviveram através do Ordoviciano. Das 140 famílias reconhecidas no "Treatise on Invertebrate Paleontology", somente três originaram-se depois do Ordoviciano.

Redlichiida é uma ordem exclusivamente cambriana; os Agnostida continuaram até o Ordoviciano; os Corynexochida e Lichida ultrapassam este período extinguindo-se no Devoniano Médio.

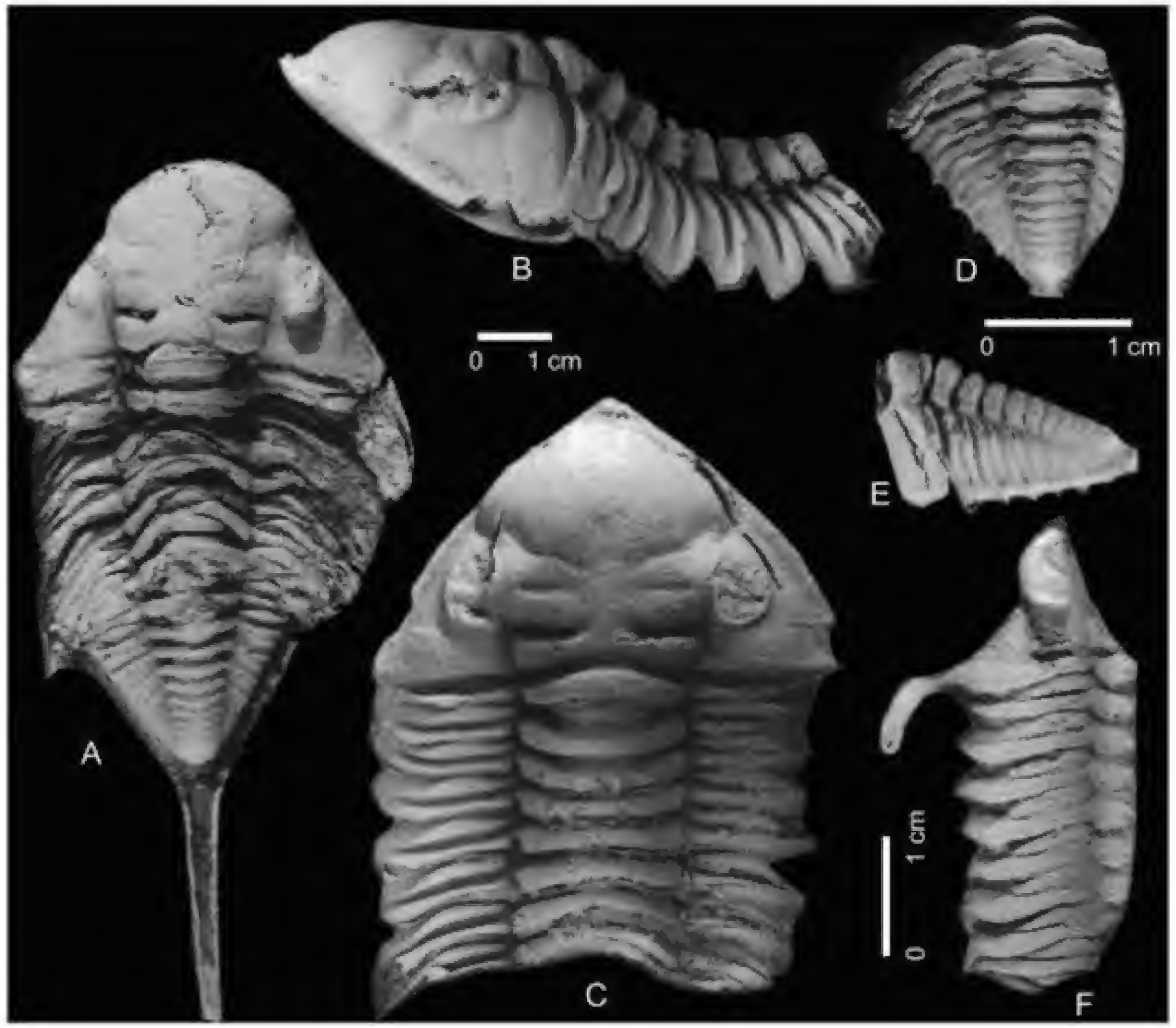


Figura 21.6 *Calmonia* e *Paracalmonia*. (A) *Paracalmonia* cf. *P. cuspidata*. Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná – Devoniano), Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Vista dorsal, molde interno, DNPM 3708. (B,C) *Calmonia signifer*. Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná – Devoniano), Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Vista lateral e dorsal do céfalo e parte do tórax, molde interno, DNPM 3770. (D,E) *Calmonia* cf. *C. signifer*. Grupo Chapada, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Vista dorsal e lateral do pigídio e o mais próximo segmento toráxico, molde interno, MP198. (F) *Paracalmonia* sp. Grupo Chapada, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, Brasil. Vista dorsal de parte do cefalotórax, molde em látex do molde externo, MP 200 (Carvalho & Edgecombe, 1991).

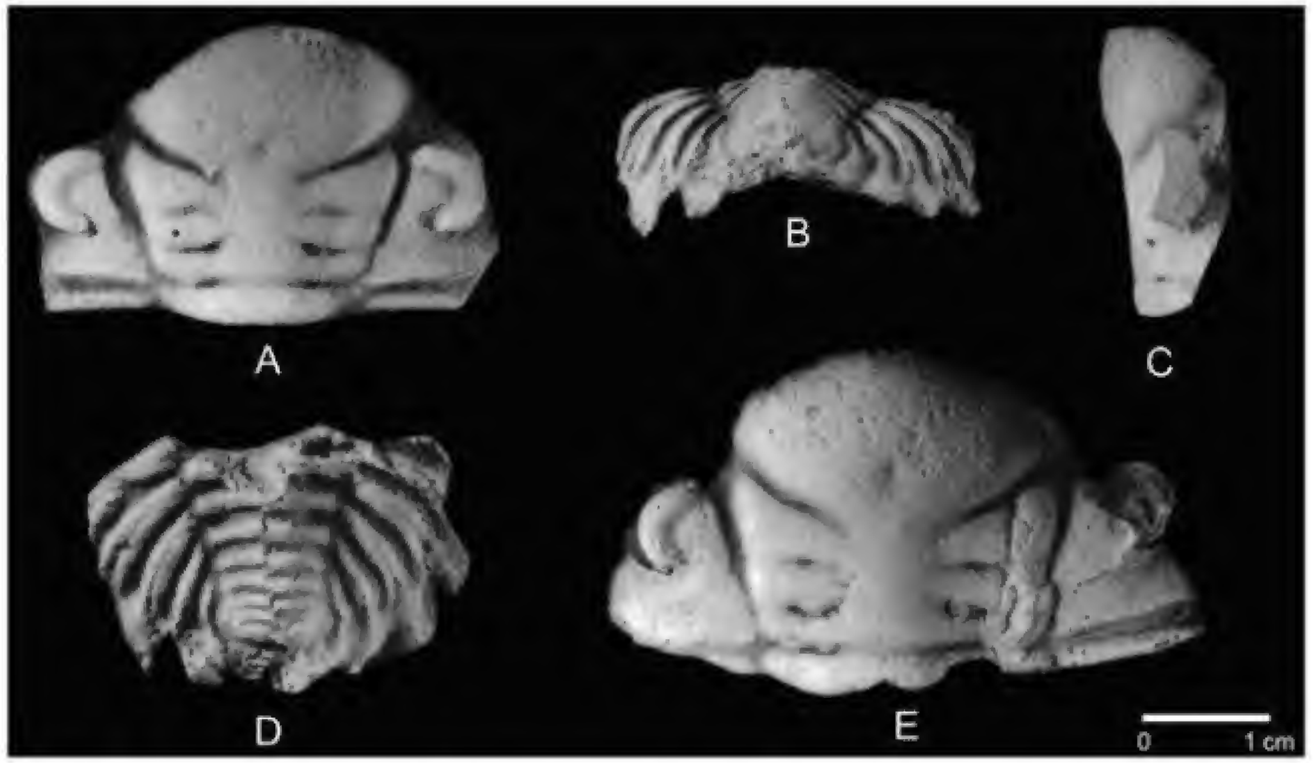


Figura 21.7 *Metacryphaeus australis*. Grupo Chapada (Bacia do Paraná – Devoniano), região de Paranatinga, Mato Grosso, Brasil. (A, C) Vistas dorsal e lateral de parte de um céfalo, molde em látex do molde externo, CENPES 697-I. (B, D) Vistas posterior e dorsal de pigídio, molde interno,CENPES 698-I (E) Vista dorsal de parte de um céfalo, molde em látex do molde externo, CENPES 699-I (Carvalho & Edgecombe, 1991).

No decorrer do Devoniano Médio e Superior, as faunas de trilobitas experimentaram outras crises e foram poucas as formas que sobreviveram a este período. Estas se representaram principalmente pelos Phacopida (Ordoviciano Inferior–Devoniano Superior) e Ptychoparida, sendo esta última a de maior abrangência estratigráfica, desde o Cambriano Inferior atingindo o Permiano Superior, quando então se extinguiram. Entretanto, poucas são as famílias representadas no Carbonífero e Permiano.

Paleobiogeografia

Como já dito anteriormente, os trilobitas foram os elementos dominantes nas faunas marinhas durante o Paleozoico inicial. Sua ampla distribuição geográfica permitiu, já no Cambriano Inferior e Médio, o estabelecimento das províncias Pacífica, Asiática e Acado-Báltica (Lehmann & Hillmer, 1983), com base em trilobitas Redlichiida.

O endemismo persistiu nas faunas ordovicianas e novas províncias paleobiogeográficas foram estabelecidas.

Os trilobitas silurodevonianos mostram poucas mudanças na sua morfologia básica, provavelmente como resultado da eliminação contínua das famílias. As duas famílias mais distintas destes períodos são os Dalmanitidae (Ordoviciano–Devoniano) com macropígeos geralmente com espinhos e Phacopididae (Siluriano–Devoniano) com pigídio de tamanho intermediário e não espinhoso.

Na América do Norte uma barreira terrestre a nordeste-sudoeste (Escudo Canadense e Arco Transcontinental) separou uma província Apalachiana de uma outra do tipo Velho Mundo, estendendo-se desde Nevada através do oeste do Canadá até as ilhas Árticas e Sibéria (Boardman *et alii*, 1987). A diferenciação provincial persistiu, destacando-se no Devoniano a formação de uma província Austral, conhecida como Província Malvinocáfrica que englobou a América do Sul, Ilhas Malvinas (ou Falkland Islands) e a África do Sul, com gêneros facopídeos bastante característicos.

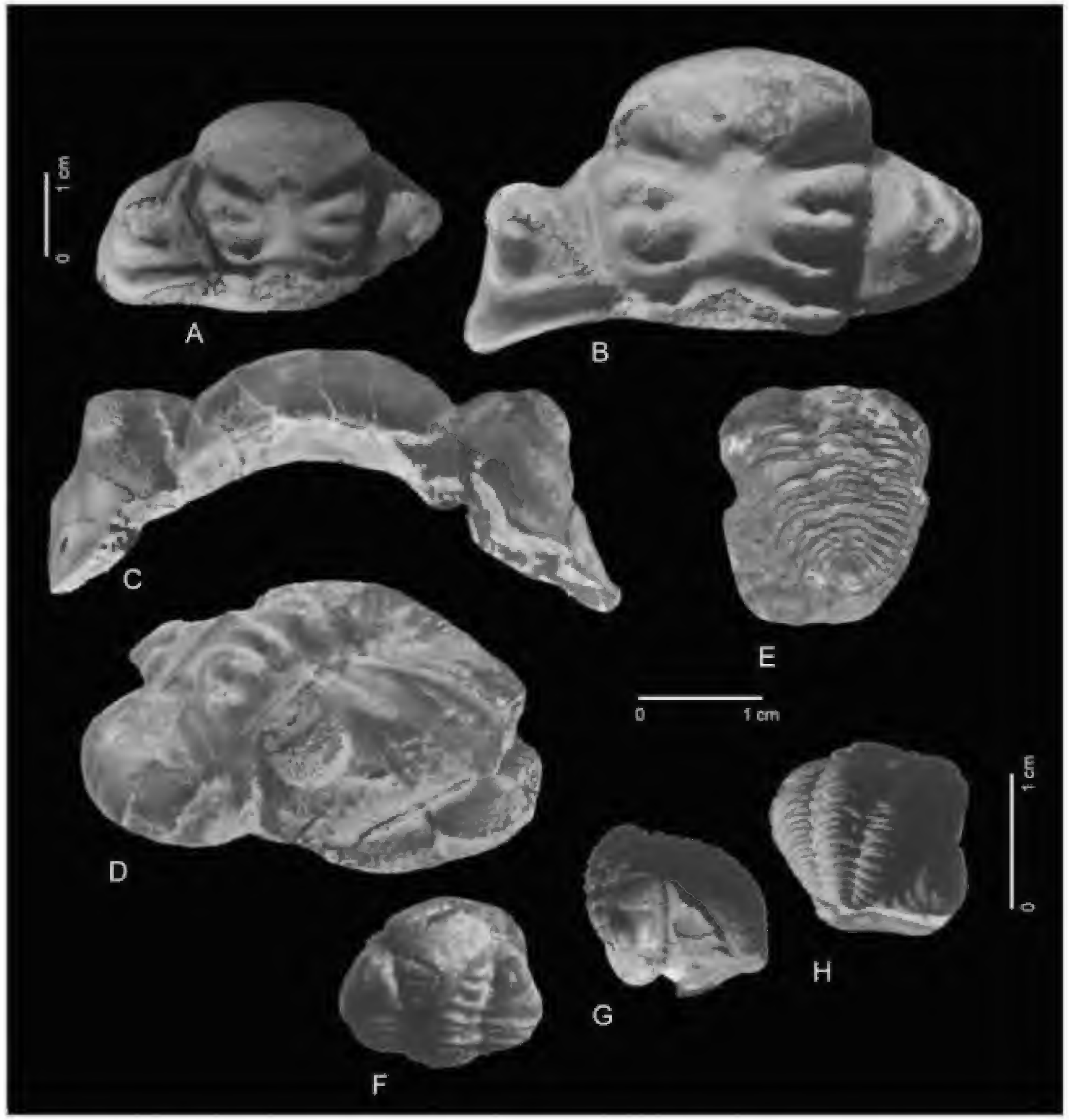


Figura 21.8 *Metacryphaeus kegeli*, Formação Pimenteira (Bacia do Parnaíba – Devoniano). (A) Holótipo DGM, DNPM 6133-I. Molde interno de um céfalo, em vista dorsal. (B-D) Holótipo em vistas dorsal, frontal e dorsolateral. (E) Parátipo DGM, DNPM 6132-I, molde interno do tórax-pigídio. (F-H) Parátipo DGM, DNPM 6131-I, molde interno de um exemplar enrolado. (F) vista dorsal de um céfalo. (G) vista lateral e (H) vista dorso posterior de um tórax e pigídio (Carvalho *et alii*, 1997).

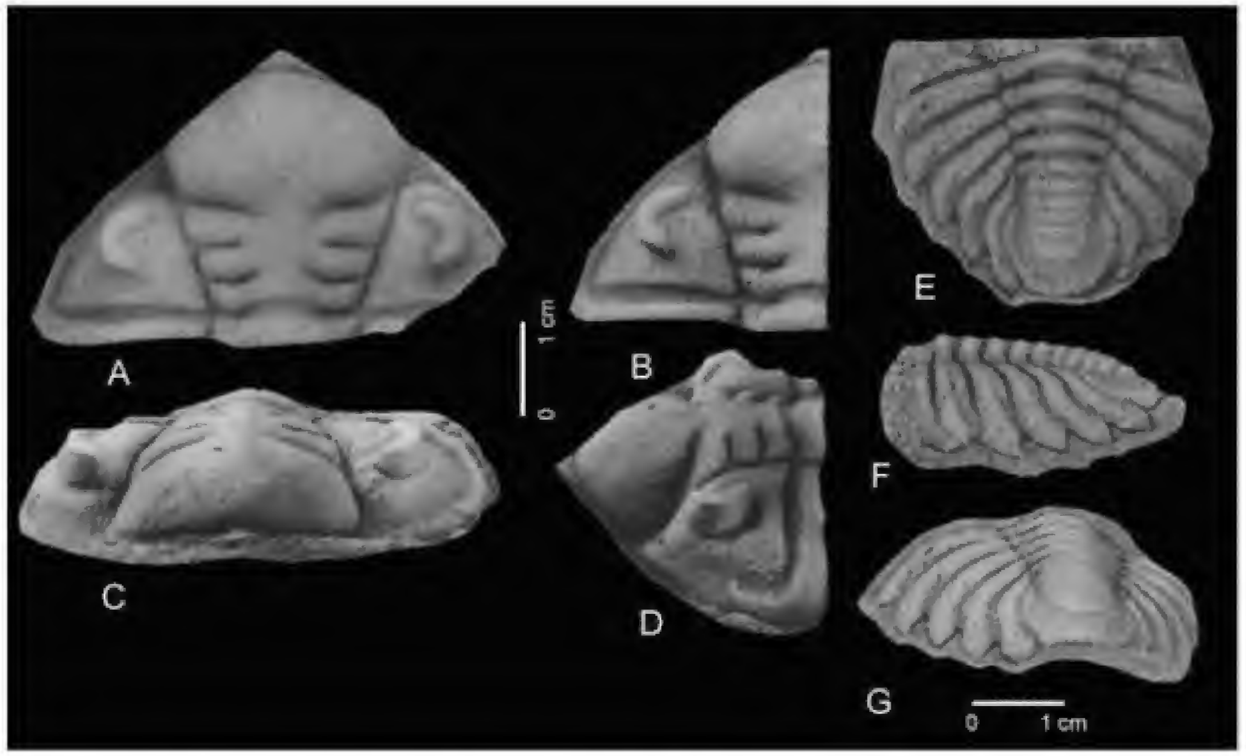


Figura 21.9 *Metacryphaeus meloi*, Formação Cabeças, Membro Passagem (Bacia do Parnaíba, Devoniano). (A) Holótipo MCT 6822-I. Molde interno do céfalo em vista dorsal. (B) Detalhe do holótipo, mostrando a granulação do céfalo. (C,D) Vistas frontal e dorsolateral do holótipo. (E-G) Parátipo MCT 6823-I, molde interno do pigídio em vistas dorsal, lateral e posterior, respectivamente (Carvalho *et alii*, 1997).

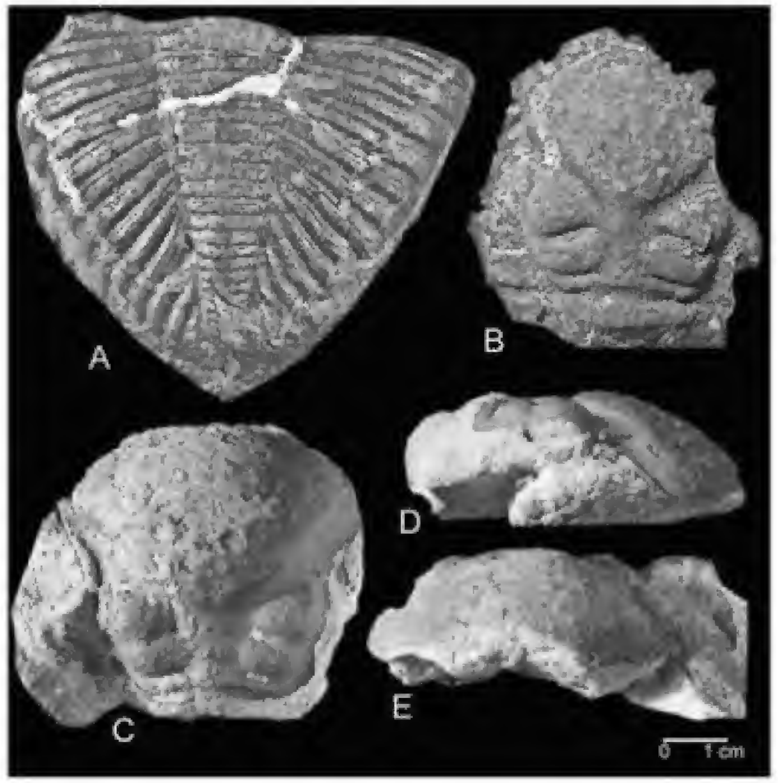


Figura 21.10 *Amazonaspis maecurua*, Formação Maecuru, Membro Lontra (Bacia do Amazonas – Eifeliano, Devoniano), Estado do Pará, Brasil. (A) Paralectótipo, MN 3387-I, molde interno do pigídio, em vista dorsal. (B) Molde em látex do molde externo de um céfalo incompleto, UFRJ-DG 115-Tr, em vista dorsal. (C-E) Lectótipo, MN 3383-I, molde interno de um céfalo incompleto em (C) vista dorsal (C), lateral (D) e frontal (E) (Carvalho & Fonseca, 2007).

Aplicações

As faunas de trilobitas são de grande valor estratigráfico, sendo utilizadas em correlações paleontológicas, datações e estabelecimento de paleoprovíncias, sendo grande o número de fósseis-guia.

Um dos exemplos clássicos da aplicação destes organismos com fins bioestratigráficos é a análise da evolução do oceano Iapetus, no Paleozoico inferior. Nesta época, o atual oceano Atlântico ainda não existia, estando a América do Norte e Groenlândia unidas à Escócia e Irlanda do Norte. Estas regiões eram separadas da Inglaterra, País de Gales, Massachusetts e New Brunswick por um amplo oceano, o já aludido Iapetus. De ambos os lados desenvolveram-se faunas diferentes de trilobitas. Com o fechamento do oceano, as faunas dos lados opostos foram se misturando, graças à migração das larvas, perdendo gradualmente sua identidade, até o total desaparecimento do oceano Iapetus (figura 21.11).

Subfilo Chelicerata
(Cambriano–Recente)

A. Classe Merostomata
(Cambriano–Recente)

Os merostomados são quelicerados aquáticos, primitivos. Respiram através de brânquias e têm o corpo dividido em cefalotórax (**prossoma**) e abdômen (**opistossoma**).

A classe dos merostomados compreende os xifosuros, conhecidos desde o Ordoviciano, com cinco espécies ainda viventes do gênero *Limulus* e os euripterídeos ou gigantostráceos, formas encontradas apenas no Paleozoico. Alguns euripterídeos alcançaram comprimentos de quase três metros, o que os coloca entre os maiores artrópodes e possivelmente os maiores invertebrados de seu tempo.

Morfologia

O **prossoma** tem sete pares de apêndices unirramosos e o **opistossoma** um número variável, terminando numa estrutura denominada **telson**.

O prossoma é geralmente semicircular ou quadrado em vista dorsal, apresentando um par de olhos compostos situados lateralmente e um par de olhos pequenos (ocelos), medianos. A boca situa-se no lado ventral e nas suas proximidades localizam-se os apêndices. A principal característica é a presença de quelíceras, apêndices pré-orais, auxiliares para a alimentação. Geralmente a parte posterior do prossoma apresenta um par de apêndices especializados, a **quilaria**, ou uma simples placa altamente modificada, o **metastoma**.

O opistossoma contém de seis a doze segmentos que se articulam livremente nos grupos mais antigos, mas estão parcialmente ou inteiramente fundidos nas formas mais novas. O último segmento do opistossoma articula-se com o **telson**. Este funciona como auxiliar na natação, estabilização e orientação do indivíduo.

Classificação

Duas são as subclasses classificadas inequivocamente como Merostomata.

Subclasse Eurypterida
(Cambriano–Permiano)

Inclui os merostomados extintos caracterizados por um corpo alongado lembrando um escorpião (figura 21.12A-B).

O prossoma tem tamanho moderado, com cerca de um quarto do comprimento do opistossoma. Apresenta olhos laterais, reniformes e ocelos centrais. Os apêndices do prossoma são morfologicamente diversos, sugerindo várias funções. No lado ventral, atrás da boca, situa-se o metastoma, estrutura com função alimentar.

O opistossoma tem doze segmentos móveis e o telson.

Subclasse Xiphosurida
(Cambriano–Recente)

São os merostomados com grande prossoma, de comprimento aproximadamente igual ao opistossoma, excluindo-se o telson (figura 21.12C-D).

O prossoma é altamente convexo e lembra a forma de uma ferradura. Por esta razão, as espécies viventes são conhecidas popularmente como "caranguejos-ferradura", embora não tenham nenhuma relação com aqueles crustáceos. Provavelmente todos os xifosuros possuíam olhos compostos e ocelos e usualmente um par de apêndices especializados, a quilaria.

Paleogeografia e Distribuição das Faunas de Trilobitas no Cambro-Ordoviciano

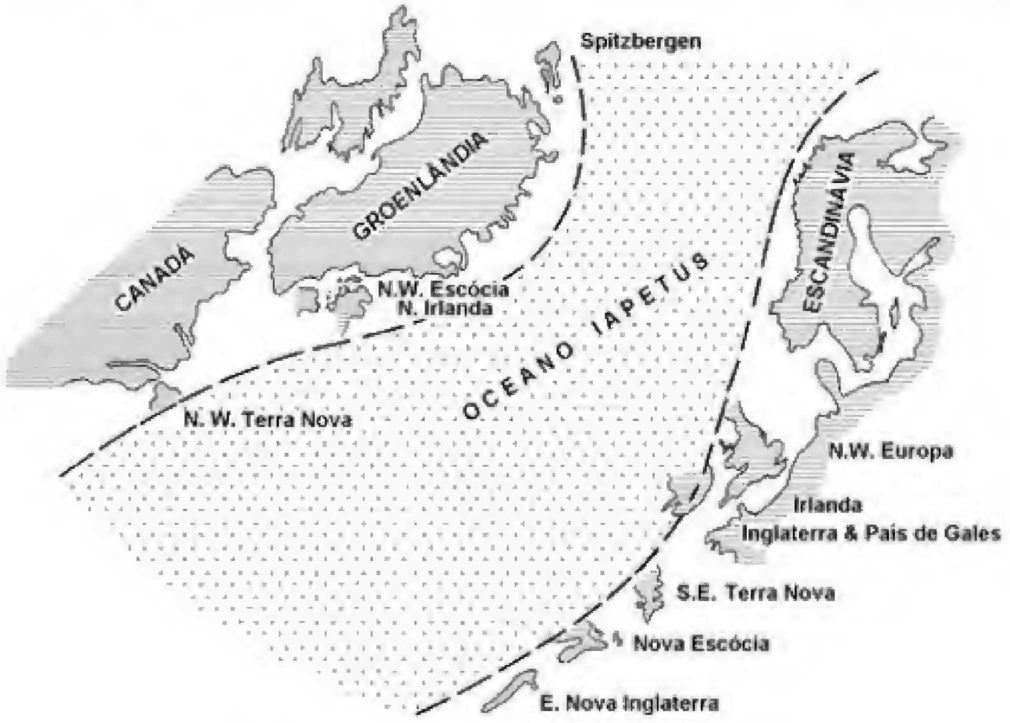


Figura 21.11 Paleogeografia do Cambrordoviciano do hemisfério norte, com indicação do oceano Iapetus que individualizava duas províncias faunísticas de trilobitas (Nield & Tucker, 1985).

Nos xifosurídeos mais avançados o prossoma e o opistossoma estão articulados de uma forma que permite o completo enrolamento do animal.

O opistossoma contém dez ou menos segmentos. Nas formas mais evoluídas há uma tendência à fusão e redução de segmentos.

Distribuição Estratigráfica e Paleobiogeografia

Os merostomados são artrópodes de ambientes aquáticos. Os euripterídeos provavelmente tinham hábitos bentônicos e nectônicos. O grupo foi registrado em ambientes marginais marinhos, águas mixoalinas e doce. Os xifosurídeos são marinhos de águas rasas. Embora tenham a capacidade de caminhar sobre o substrato e nadar, passam a maior parte do tempo cavando próximo da superfície em busca de vermes e moluscos.

Os euripterídeos típicos distribuem-se do Ordoviciano ao Permiano. São conhecidos vinte e cinco gêneros, com a máxima diversidade em rochas do Siluriano e Devoniano.

No Carbonífero da Bacia do Paraná ocorre o gênero de euripterídeo *Hastimima*, também encontrado na África (Mendes, 1960).

Os xifosurídeos típicos, com cerca de trinta gêneros conhecidos, distribuem-se do Siluriano até o presente. Os xifosurídeos mantêm uma morfologia estável desde os tempos paleozoicos. Por esta razão, as espécies viventes são também conhecidas como "fósseis vivos". Não são registrados no Brasil.

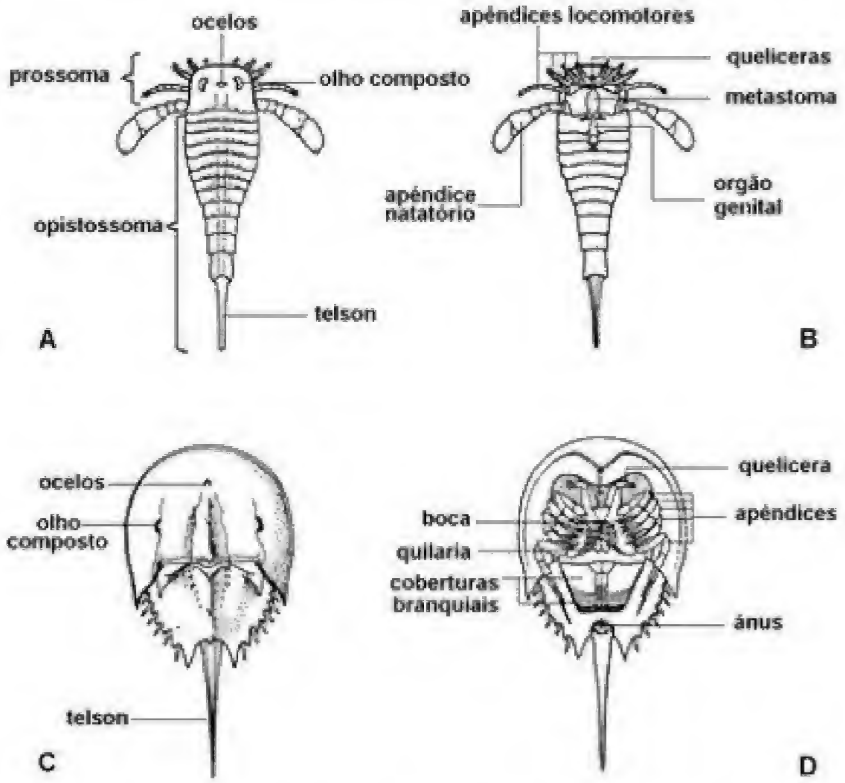


Figura 21.12 Morfologia dos Merostomados. (A) e (B) Vistas dorsal e ventral de euripteídeo. (C) e (D) Vistas dorsal e ventral de xifosurídeo (modificado de Robison, 1987).

B. Classe Arachnida
(Siluriano–Recente)

Possuem o corpo alongado com cefalotórax compacto ligado diretamente ao abdômen (escorpiões) ou unidos por uma conexão estreita (aranhas). Os apêndices (seis pares) geralmente estão restritos ao prossoma (cefalotórax).

Esta classe abrange principalmente animais terrestres, tais como as aranhas, escorpiões, carrapatos e ácaros. São pelo menos dez ordens, cujos representantes mais antigos são escorpiões do Siluriano (ordem Scorpionida). Os escorpiões evoluíram de ancestrais aquáticos e invadiram o ambiente terrestre durante o Carbonífero. Os carrapatos e ácaros (Acarina) surgiram no Devoniano, e as aranhas (Araneida) têm fósseis do Carbonífero.

Em rochas do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Formação Santana, Membro Crato) ocorrem fósseis de aranhas (figura 21.13) e escorpiões, pertencentes às ordens Araneae e Scorpionida (Campos *et alii*, 1988; Campos 1986; Carvalho & Lourenço, 2001; Dunlop *et alii*, 2007).

Subfilo Mandibulata
(Cambriano–Recente)

Envolve as classes Chilopoda, Diplopoda, Pauropoda, Symphyla, Insecta e Crustacea. As quatro primeiras classes são algumas vezes reunidas sob a designação de Myriapoda, pois tais artrópodes teriam em comum um corpo alongado, constituído por segmentos semelhantes, com autopódios. A fina cutícula com pouca quitina dos miriápodes, em combinação com o modo de vida terrestre, resultou em um pequeno registro fóssil.

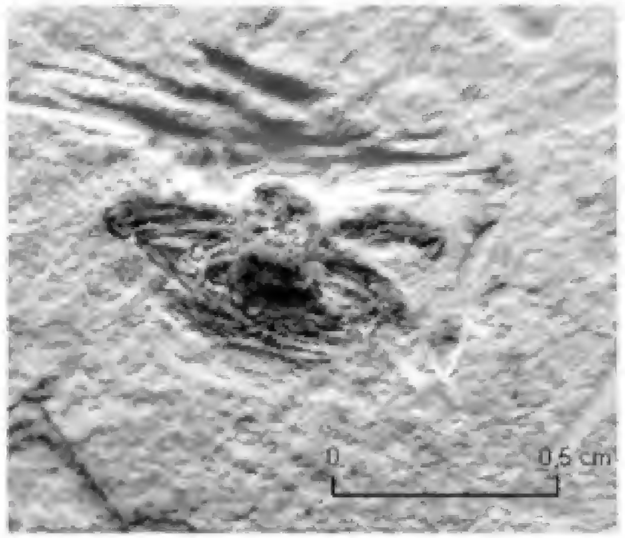


Figura 21.13 Aracnídeo da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe. Coleção UFRJ-DG 001 Ac.

A. Classe Chilopoda
(Cretáceo–Recente)

Esta classe inclui as centopeias e lacraias. São artrópodes alongados e achatados dorsiventralmente. Possuem um par de pernas em cada segmento do tronco. São formas terrestres encontradas em regiões de clima quente. São representados no registro fóssil desde o Cretáceo.

B. Classe Diplopoda
(Siluriano–Recente)

São conhecidos popularmente como "piolhos de cobra". Cada segmento do corpo alongado tem dois pares de pernas. Vivem em locais quentes e úmidos, onde há pouca luz. São encontrados fósseis desta classe desde o Siluriano.

C. Classe Symphyla
(Oligoceno–Recente)

São as "centopeias de jardim". Têm o corpo segmentado, e pares de pernas articuladas terminando em garras duplas. Os sinfilídeos assemelham-se a insetos primitivos sem asas (Diplura), motivo pelo qual são considerados como seus prováveis ancestrais. O único gênero fóssil desta classe é do Oligoceno.

Não se tem registro fossilífero da classe Pauropoda.

D. Classe Insecta
(Devoniano–Recente)

Dentre todos os invertebrados terrestres os insetos são o grupo que apresentou a melhor diversificação a inúmeros nichos ecológicos. A existência de um exoesqueleto de quitina, a capacidade de voar e a possibilidade de respiração através dos tubos traqueais os tornaram extremamente adaptados aos ambientes continentais. Podem viver em corpos lacustres de água doce ou salobra, em terra firme, ou como parasitas em outros organismos.

Possuem o corpo segmentado em cabeça, tórax e abdômen, sendo que na cabeça ocorre um par de antenas. O tórax está subdividido em três segmentos, os quais possuem um par de pernas articuladas cada, podendo ter, ou não, até dois pares de asas. O abdômen tem até onze segmentos.

São os únicos invertebrados capazes de voar, e a origem deste hábito remonta ao Carbonífero, período em que são encontrados fósseis de insetos que possuem asas. A origem das asas e da capacidade para o voo é controversa. O desenvolvimento das asas foi acompanhado por um aumento geral de tamanho, sendo que o maior inseto conhecido é uma libélula fóssil que possui um comprimento de asas com 75 cm como já foi mencionado.

Os fósseis de insetos são encontrados em rochas clásticas ou químicas (folhelhos, argilitos e calcáreos), bem como em âmbar (resina vegetal). A melhor preservação é aquela do âmbar, onde chegam a ser conservados todos os tecidos dos insetos. Em calcários muito finos como os da Formação Santana (Cretáceo, Bacia do Araripe) também são comuns a boa preservação, como moldes, da morfologia externa dos insetos (Martins-Neto, 1996).

Morfologia

A cabeça tem seis segmentos, um par de antenas, mandíbula, maxila e um par de olhos. O tórax é subdividido em três segmentos, sendo que cada um possui um par de apêndices articulados; nos últimos dois segmentos podem estar presentes até dois pares de asas. Já o abdômen possui onze segmentos ou menos, sendo que em sua extremidade mostra-se modificado como genitália.

A ampla diversidade de formas dos insetos resulta principalmente de modificações dos apêndices. Naqueles muito especializados o abdômen pode ter um reduzido número de segmentos visíveis externamente, pois tal segmentação ocorre essencialmente de forma interna.

Classificação

Existem diversas proposições para a classificação dos insetos. Algumas colocam as formas primitivas de hexápodes, tais como os Protura, Diplura e Collembola, em classes separadas dos insetos.

As formas que possuem asas podem ser divididas nas subclasses Palaeoptera e Neoptera. Os paleópteros, tais como as libélulas, são os insetos que não podem dobrar as asas de forma próxima ao corpo, quando estão em repouso. Já os neópteros, tais como as baratas, os grilos e as abelhas podem dobrá-las.

Existem pelo menos 24 ordens de insetos, sendo que em quase todas encontram-se indivíduos fósseis e com espécies atuais.

Nas rochas do Cretáceo Inferior da Formação Santana (Membro Crato), na Bacia do Araripe, estão presentes as maiores associações de fósseis de insetos do Brasil (figura 21.14). Em calcários laminados ocorrem fósseis das ordens Homoptera (cigarras), Orthoptera (grilos), Hymenoptera (formigas, abelhas), Diptera (moscas), Odonata (libélulas), Isoptera (cupins), Blattodea (baratas) e Coleoptera (besouros). A análise e descrição de alguns destes fósseis pode ser encontrada em Fontes & Vulcano (1998), Grimaldi (1990), Martins-Neto (1996), Mendes (1999) e Bechly (2007).

Distribuição Estratigráfica

Os insetos surgiram no Devoniano. As espécies mais antigas não possuíam asas, as quais são comuns apenas em formas a partir do Carbonífero Superior.

No Brasil, os insetos mais antigos (figura 21.15A) são da ordem Blattodea (baratas), as quais são encontradas em rochas do Permo–Carbonífero (Grupo Tubarão), Bacia do Paraná (Pinto & Sedor, 2000). Também do Paleozoico são os neópteros da Formação Irati (Permiano, Bacia do Paraná) pertencentes à ordem Mecoptera.

Em rochas cretácicas a paleoentomofauna é bem mais diversificada. Na Bacia do Araripe (Formação Santana, Cretáceo Inferior) ocorrem dezenas de espécies pertencentes às mais diversas ordens (figura 21.15B-G).

A diversidade das assembleias fósseis encontradas nesta bacia indicam condições tafonômicas especiais, em que a interação de aspectos físicos, químicos e bioquímicos, tais como a salinidade, pH, níveis de oxigênio e comunidades microbianas atuaram em conjunto para um ambiente ideal de preservação, em que vários grupos de artrópodes são por vezes preservados tridimensionalmente ou demonstram pouca compactação, com a preservação de apêndices e mesmo o padrão de coloração em asas de insetos (Menon & Martill, 2007).

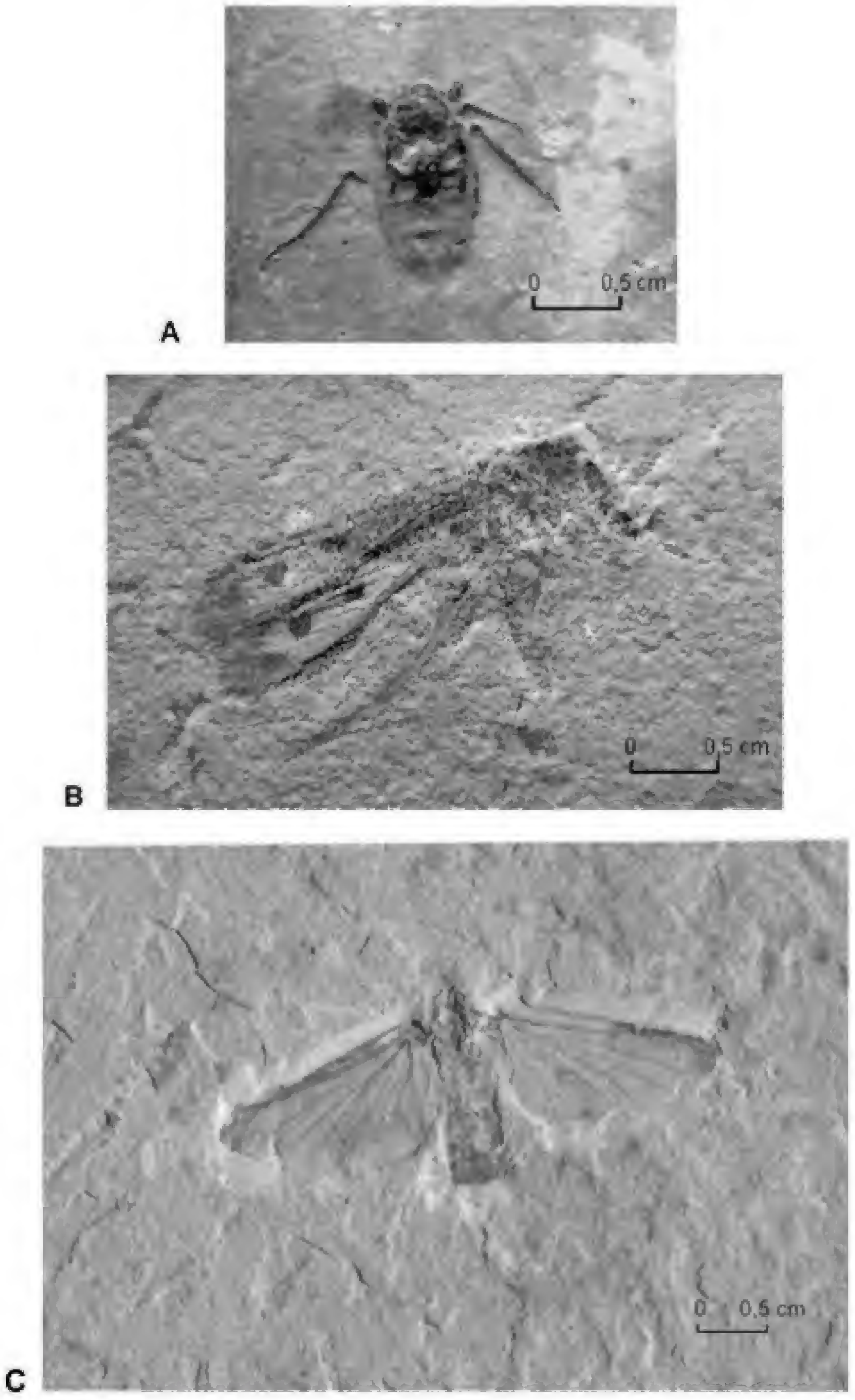


Figura 21.14 Insetos da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe. (A) Heteroptera, Belostomatidae – UFRJ-DG 005 Ins. (B) Ensifera – UFRJ-DG 009 Ins. (C) Inseto da Formação Santana, Membro Crato (Cretáceo Inferior – Bacia do Araripe, Ceará). Coleção UFRJ – DG 215 Ins.

Nas bacias cenozoicas de Gandarela e Fonseca (Minas Gerais) e Taubaté (São Paulo) também são encontrados insetos fósseis (Martins-Neto *et alii*, 1992; Mendes & Pinto, 2001). Nesta última bacia, na Formação Tremembé, do Oligo–Mioceno, ocorrem impressões carbonificadas de asas de lepidópteros (borboletas) (figura 21.15H).

Evolução e Paleobiogeografia

Os insetos estão entre os mais antigos animais terrestres, com fósseis do Devoniano Inferior (*Rhyniognatha*) que indicam que evoluíram no Siluriano. Com a evolução dos ecossistemas terrestres, os insetos estavam prontos para explorar novos recursos ambientais (Grimaldi & Engel, 2005).

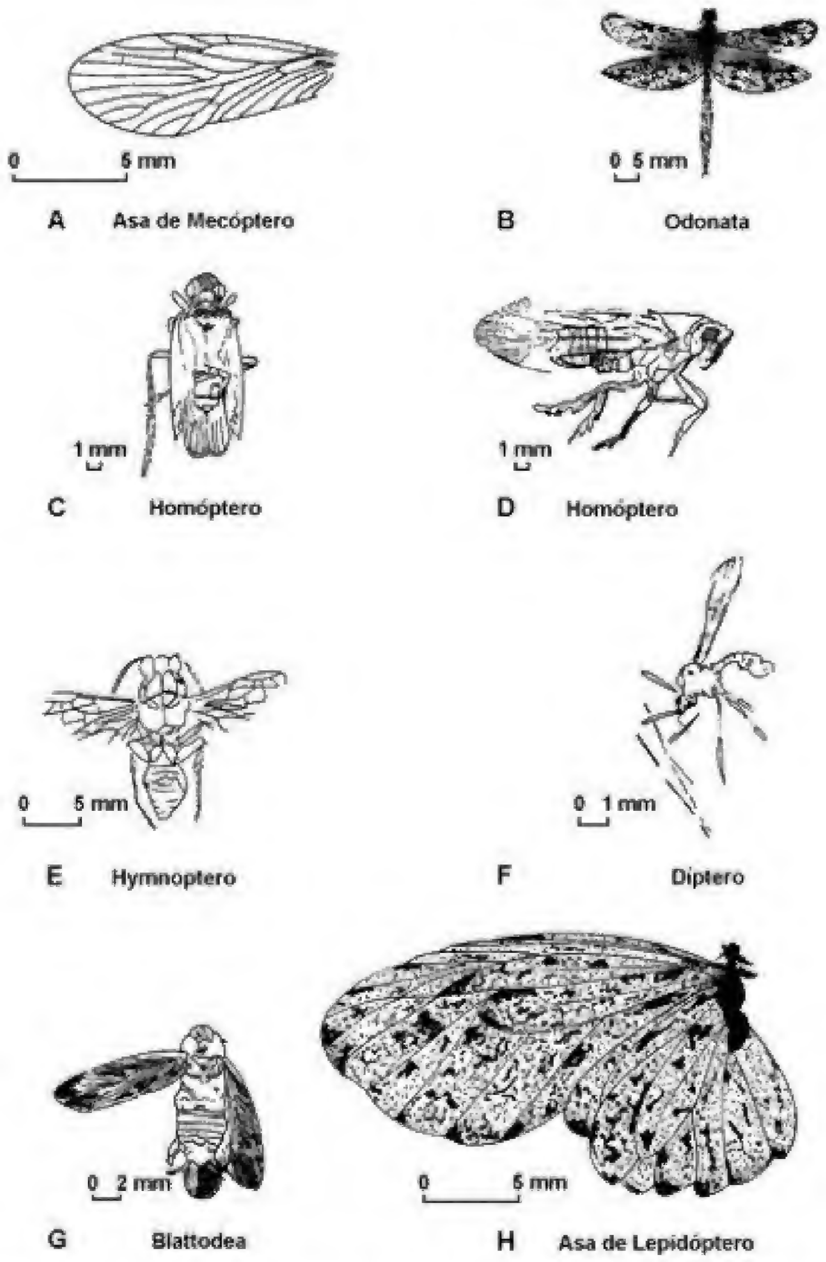


Figura 21.15 (A) Asa de mecóptero (*Asiachorista beckermigdisovae*) da Formação Irati (Permiano), Bacia do Paraná (Pinto, 1972). (B) Odonata, (C) e (D) Homópteros, (E) Hymenoptero (*Cretosphexmagnus*) e (F) Díptero da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Grimaldi, 1990). (G) Barata fóssil (Blattodea), da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Pinto & Purper, 1986). (H) Asa de lepidóptero da Formação Tremembé (Oligo–Mioceno) da Bacia de Taubaté (Brito & Ribeiro, 1975).

Na história evolutiva dos insetos, quatro eventos são relevantes. Os três primeiros transcorreram durante o Paleozoico Superior – a evolução das asas, a habilidade para dobrá-las próximo ao corpo e a ontogenia holometabólica (entre os estágios larval e adulto há uma fase de pupa). O último evento é a coevolução entre insetos e plantas com flores durante o Cretáceo e o Cenozoico.

A habilidade de dobrar as asas surgiu no final do Carbonífero, fato que possibilitou aos insetos uma maior facilidade em se mover rapidamente sobre o solo em busca de alimento, ou escapando de predadores. Os insetos ao dobrarem suas asas também facilitavam seu escape, escondendo-se em locais nos quais suas delicadas asas (dobradas) ficariam sujeitas a uma menor possibilidade de dano. As libélulas que não dobram as asas (paleópteros) não utilizam suas pernas para caminhar, ao contrário dos neópteros, como as baratas e os besouros, que usam as asas circunstancialmente. A ontogenia holometabólica desenvolveu-se durante o Permiano, uma vantagem adaptativa que evita a competição entre as formas jovens e adultas no uso dos recursos alimentares e na ocupação de hábitats (Robinson & Kaesler, 1987).

No final do Paleozoico, vários grupos de insetos desapareceram, provavelmente como reflexo da proliferação de neópteros mais "avançados" (com estágios de larva e pupa). Desde então, muitos dos insetos fósseis são formas similares às atuais.

A partir da origem das plantas com flores no Mesozoico, muitas espécies novas surgiram, havendo uma estreita relação entre os insetos polinizadores, tais como os lepidópteros e estes vegetais. Da mesma forma o desenvolvimento dos dípteros (moscas) está intimamente relacionado à radiação dos mamíferos durante o Terciário.

Aplicações

Através do conhecimento dos fósseis de insetos é possível analisar aspectos paleoecológicos e paleoambientais dos ambientes terrestres.

Os insetos encontrados nos depósitos cretácicos da Bacia do Araripe (Formação Santana – Membro Crato) foram utilizados por Martins-Neto (2006) como indicadores ambientais. Evidências de estresse ambiental e crises bióticas foram observadas nesta paleoentomofauna, com episódios de mortalidade em massa (Ephemeroptera, Caelifera e Ensifera), ocasionados por alterações climáticas, episódios de extinção local (Raphidioptera, Elcanidae e Nemopteridae) e global (Locustopsidae), evidências de nanismo ecológico (principalmente em Elcanidae), e alterações no ciclo de vida (especiação alocrônica), detectadas nos Ensifera, Caelifera, Raphidioptera e Neuroptera.

Em grupos de insetos como as formigas e abelhas (ordem Hymenoptera) pode-se avaliar aspectos autoecológicos, tais como a evolução da organização social.

Algumas espécies denotam uma distribuição geográfica distinta ao longo do tempo geológico, evidenciando assim mudanças físicas e climáticas nos ambientes continentais.

E. Classe Crustacea

(Cambriano–Recente)

Os crustáceos são artrópodes mandibulados dotados de dois pares de antenas e, além das mandíbulas, possuem maxilas (Kaesler, 1987). São normalmente aquáticos, com exceção dos tatuzinhos-de-jardim, e estão entre os melhores conhecidos animais marinhos tais como caranguejos, siris, camarões e lagostas devido a sua importância econômica.

Numa classificação bastante simples são subdivididos em entomostráceos e malacostráceos. Os primeiros incluem os copépodos, caracas, ostracodes e outras formas dotadas de concha bivalve. Os malacostráceos (caranguejos, siris, camarões e lagostas) constituem as formas evoluídas e sobejamente conhecidas mesmo pelos não estudiosos da matéria. Quase quarenta mil espécies já foram descritas e o grupo é assinalado desde o Cambriano. Podem ser livres ou fixos, parasitas ou comensais e muitas vezes ocupam a posição básica na cadeia alimentar aquática.

Na observação de um crustáceo típico, evoluído, nota-se que a cabeça apresenta cinco pares de apêndices: antênulas, antenas, mandíbulas e dois pares de maxilas.

O tórax apresenta um número variado de apêndices locomotores tais como maxilípedes, membros ambulatórios e, no abdômen os apêndices natatórios ou pleópodos, além de um par de urópodos. Esses apêndices são tipicamente birramosos com uma base da qual partem o **endopodito** (locomoção) e o **exopodito** (respiração), bem menor.

Nutrição, circulação, respiração, digestão, excreção, sistema nervoso e reprodução não serão aqui abordados. Lembramos que a larva básica dos crustáceos é o **nauplius**, planctônica, e importante na dispersão dos diversos grupos. Outros tipos de larva como **zoé** e **cipris** podem aparecer, conforme o grupo, antes do estágio adulto.

A sistemática dos crustáceos ainda é um tanto controvertida mas, muitos autores consideram as seguintes subclasses: Cephalocarida, Branchiopoda, Ostracoda, Mistacocarida, Copepoda, Branchiura, Cirripedia e Malacostraca.

Subclasse Cephalocarida

(Recente)

Constituída de crustáceos primitivos com a forma de pequenos camarões e medindo menos de 3 mm. Apenas três espécies foram descritas até o presente e são completamente desconhecidos no documentário paleontológico.

Subclasse Branchiopoda

(Cambriano–Recente)

Os membros desta subclasse podem possuir uma carapaça formando um escudo dorsal ou composto por duas valvas. O número de segmentos é bem variável. A primeira antena é normalmente reduzida e não segmentada, sendo os apêndices toráxicos quase sempre uniformes e em forma de folha. Duas ordens de branquiópodes (Conchostraca e Cladocera) têm bom registro fóssil, mas devido a sua fraca calcificação não possuem um registro fossilífero tão completo quanto outros grupos de crustáceos.

Ordem Conchostraca

(Cambriano–Recente)

Os conchostráceos são pequenos artrópodes que fazem parte da fauna bentônica de ambientes aquáticos temporários. Possuem carapaças com uma série de linhas consecutivas, as quais são acrescentadas na periferia das valvas durante o crescimento. São duas valvas constituídas de quitina e impregnadas ou não por carbonato de cálcio (figura 21.16).

O tamanho das diferentes espécies é muito variável. Além dos aspectos intrínsecos aos indivíduos, as condições físico-químicas do meio influenciam em seu maior ou menor tamanho. Em geral as diferentes formas têm em torno de 1 cm de comprimento.

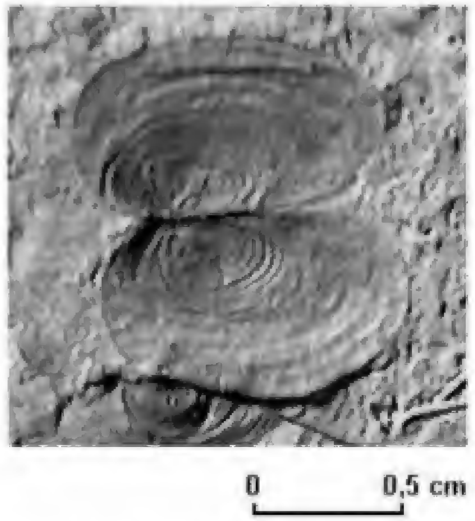


Figura 21.16 *Cyzicus pricei* (coleção UFRJ-DG 095 Co), conchostráceo do Jurássico Superior da Bacia de Camamu (Formação Aliança). O espécimen apresenta as duas valvas preservadas em articulação.

A espécie *Palaeolimnadiopsis reali* encontrada na Bacia de Sousa (Formação Sousa, Cretáceo Inferior) é um dos maiores conchostráceos fósseis. Seu tamanho atinge até 4 cm de comprimento. É provável que nos locais onde estes conchostráceos viviam ocorria ampla disponibilidade de nutrientes e uma maior constância dos corpos d'água (Carvalho & Carvalho, 1990).

É interessante observar que os conchostráceos retêm as linhas de ecdise (ou crescimento), assemelhando-se morfologicamente às linhas de crescimento dos bivalvios. Trata-se de um padrão geral morfológico, que juntamente com as feições de pontilhados e reticulados da valvas auxiliam na classificação dos indivíduos.

Os fósseis de conchostráceos são encontrados em várias bacias sedimentares brasileiras. Em rochas do Paleozoico ocorrem na Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná). Em rochas do Mesozoico são encontrados nas bacias do Paraná, Parnaíba, Recôncavo e nas diversas áreas sedimentares do interior do Nordeste.

A ampla distribuição geográfica dos conchostráceos é explicada pelas características de seus ovos, os quais podem ser submetidos a longos períodos de dessecação e serem dispersos pelo vento ou pela água. Os ovos eclodem após o breve período de enchimento das depressões lacustrinas, o que faz com que as diversas gerações sejam síncronas. Somente após a fase larval, durante a qual se forma a carapaça, é que adotam um modo de vida mais sedentário (figura 21.17A-B).

Os dados provenientes da análise de faunas atuais destes crustáceos viabilizam as interpretações e inferências sobre os fósseis da ordem Conchostraca. As características autoecológicas do grupo possibilitam assim a avaliação das condições paleoambientais dos depósitos sedimentares onde são encontrados. Os fósseis desta ordem são conhecidos desde o Cambriano, sendo abundantes em rochas do Permiano e Cretáceo.

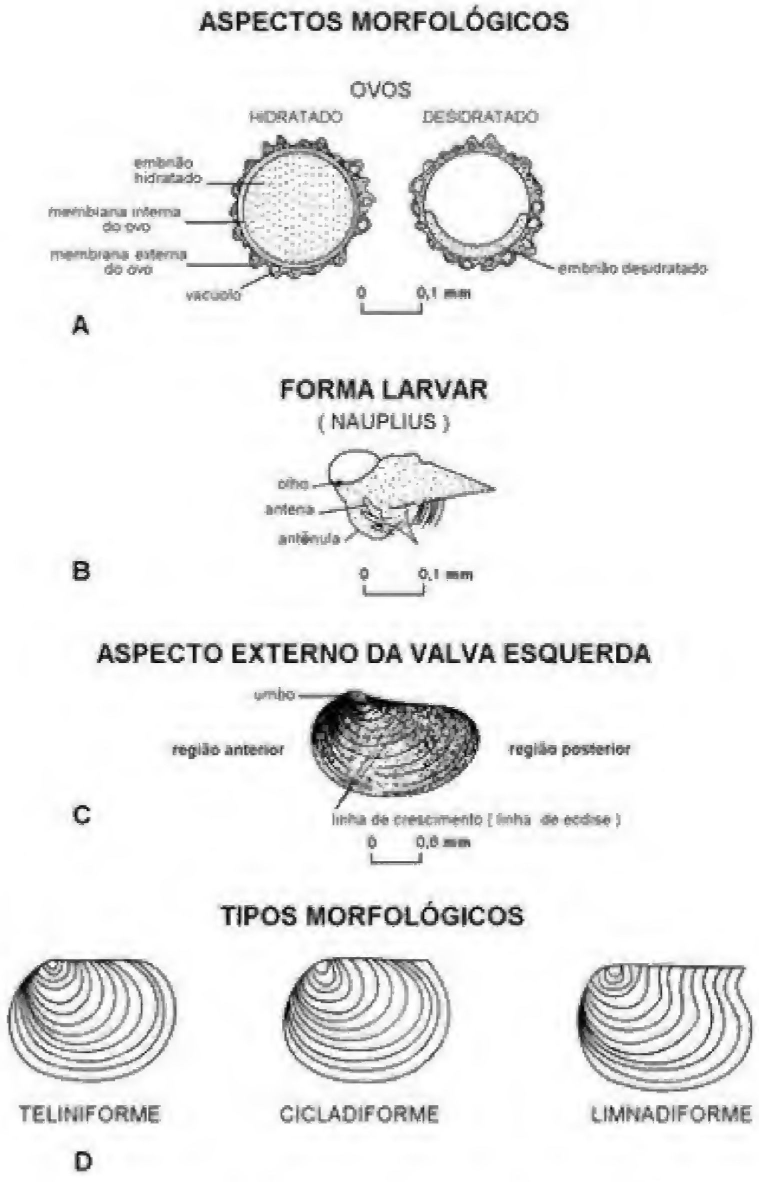


Figura 21.17 (A) Ovos de conchostráceos nas condições de hidratação e desidratação. O ovo pode permanecer desidratado por até 15 anos, sem que o embrião morra. (B) Estágio larvar (*nauplius*) de um conchostráceo. (C) Aspecto externo de uma valva de conchostráceo. (D) Principais tipos morfológicos das valvas de conchostráceos (Carvalho, 1993).

Morfologia

O corpo dos conchostráceos é composto por duas divisões principais: a **cabeça** e o **tronco**. Possuem dois pares de antenas na cabeça, e o tronco tem até 25 pares de apêndices. O tronco termina em um amplo telson truncado, cuja forma típica possui na extremidade um par de espinhos.

A carapaça bivalve que envolve o corpo do animal não é atada diretamente aos somitos do tronco, mas conectada por um músculo adutor (figura 21.17C).

Nos fósseis tais detalhes morfológicos normalmente não se conservam. Apenas a carapaça ou seu molde é que são preservados (Tinoco & Katoo, 1975).

O contorno das valvas pode ser circular, subcircular, oval ou subquadrado (figura 21.17D). A charneira pode ser reta ou curvada, e o umbo pode estar situado numa posição subcentral ou entre este e a região extrema anterior. As feições de superfície das valvas podem ser marcas concêntricas, estrias, costelas e ondulações.

Classificação

A classificação dos conchostráceos atuais é baseada principalmente na morfologia das partes moles. Como são raramente fossilizadas, a morfologia das valvas passa a ser a base para toda a taxonomia e sistemática dos fósseis. Utilizam-se assim dados da ornamentação microscópica, densidade das linhas de crescimento e a posição e proeminência do umbo.

Dentre as principais famílias desta ordem encontradas no Brasil temos os estereniídeos, cizicídeos, paleolimnadiopsídeos, leaídeos e esterelicídeos (figura 21.18).

Distribuição estratigráfica e paleobiogeográfica dos conchostráceos fósseis no Brasil

Os conchostráceos são encontrados em rochas do Paleozoico e Mesozoico das bacias sedimentares brasileiras. Os mais antigos são oriundos da Formação Rio do Rasto (Permiano, Bacia do Paraná). Durante o Mesozoico são encontrados tanto nas grandes bacias intracratônicas como as do Paraná e Parnaíba, como nas bacias sedimentares do tipo *rift* originadas no Cretáceo.

Em função da distribuição temporal das diversas formas ser ampla, seu uso em bioestratigrafia é restrito. Entretanto mostram-se interessantes para a compreensão da evolução de antigas províncias biogeográficas lacustres, possibilitando a avaliação da compartimentação biogeográfica de algumas espécies (Tasch, 1987). Em determinadas situações é evidente a afinidade de certos grupos, como o dos conchostráceos cizicídeos e esterielídeos da América do Sul e África durante o Mesozoico.

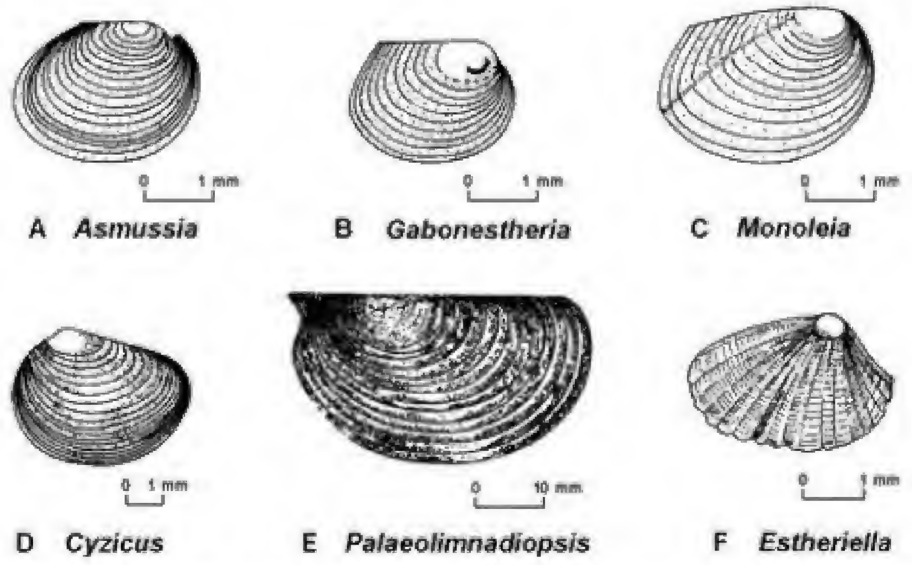


Figura 21.18 (A) *Asmussia*, (B) *Gabonestheria* e (C) *Monoleaia*, são conchostráceos da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior), Bacia do Paraná (Rohn, 1987). (D) *Cyzicus codoensis*, conchostráceo cretácico da Formação Codó, Bacia do Parnaíba (Cardoso, 1962). (E) *Palaeolimnadiopsis reali*, o maior conchostráceo brasileiro ocorre na Formação Sousa (Cretáceo), Bacia de Sousa (Carvalho, 1993). (F) *Estheriella*, gênero encontrado nas bacias cretácicas do interior do Nordeste (Maury, 1934).

Aplicações

Os conchostráceos são bastante utilizados para a interpretação paleoambiental. São mais frequentes em corpos de água doce, rasos e pequenos (com área menor que 1 000 m^2), cujas águas podem ser claras ou lamosas, tendo vegetação ou não. São também encontrados em amplos *playa-lakes*, pântanos, pequenos lagos permanentes e em planícies costeiras (Arai & Carvalho, 2001; Lana & Carvalho, 2001, 2002).

Pode-se também inferir a temperatura e o pH da água onde estes animais habitavam. Atualmente são mais comuns em locais onde a temperatura situa-se em torno de 20 e 30°C, em regiões temperadas quentes. O pH ideal para o florescimento destes organismos situa-se entre 7 e 9. Baseando-se em tais dados autoecológicos é possível então a interpretação paleoambiental (Webb, 1979).

Apesar de seu uso mais restrito na bioestratigrafia, existem algumas propostas para sua aplicação em rochas do Permiano e do Cretáceo brasileiro (Röhn & Rösler, 1990; Carvalho, 1993; Carvalho, 2001; Carvalho *et alii*, 2002).

Subclasse Ostracoda
(Cambriano–Recente)

Os ostracodes são organismos predominantemente microscópicos, de corpo lateralmente comprimido, envolvidos por uma carapaça calcária bivalve articulada dorsalmente. Esta feição (carapaça) é de fácil fossilização, o que faz deles o mais bem documentado grupo entre os crustáceos. Fundamentais para estudos bioestratigráficos em escala local ou regional, estão registrados em rochas de todos os períodos do éon Fanerozoico e sua história evolutiva pode ser acompanhada desde o Cambriano.

Estes organismos adaptaram-se praticamente a todos os ambientes aquáticos, daí a sua utilidade como indicadores de paleoambientes. A maioria é bentônica, sendo raras as espécies planctônicas nas assembleias fósseis (devido à fragilidade de suas carapaças). Algumas formas modernas podem ocorrer em solos úmidos de florestas, poucos gêneros são parasitas e outros são encontrados em águas subterrâneas.

Numerosos em muitas rochas sedimentares, adquirem extrema importância em sedimentos não marinhos, onde os foraminíferos estão ausentes.

A análise deste grupo de artrópodes encontra-se em capítulo à parte juntamente com outros microfósseis importantes na bioestratigrafia e em aplicações de interpretação paleoambiental.

Subclasse Copepoda
(Cretáceo–Recente)

É a subclasse de entomostráceos mais numerosa com cerca de 4 500 espécies já descritas, a maioria marinha, algumas de água doce, sendo muitas parasitas de peixes. São geralmente submilimétricos e suas grandes populações no plâncton formam um importante elo na cadeia alimentar.

As formas parasitas são maiores e o gênero atual *Penella* pode ultrapassar 10 cm de comprimento parasitando peixes e baleias.

O documentário paleontológico anterior ao Terciário era desconhecido quando, há alguns anos, foi descrito o gênero *Kabatarina* parasitando as brânquias do peixe *Cladocyclus gardneri* da Formação Santana (Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior) (figura 21.19A). Os pouquíssimos fósseis conhecidos até então datavam do Mioceno.

Subclasse Mystacocarida e Branchiura
(Recente)

Essas duas subclasses são um tanto próximas dos copépodos. Poucas são as espécies conhecidas. São formas que medem menos de 5 mm e habitam espaços entre grãos de areia ou são ectoparasitas de peixes. Desconhecidas no documentário paleontológico.

Subclasse Cirripedia
(Ordoviciano–Recente)

Os cirrípedes incluem as conhecidas cracas além das conchas-marrecas. São crustáceos sésseis cujas formas adultas mostram-se completamente aberrantes. Somente em 1830 quando suas larvas típicas, *nauplius* e *cipris*, foram descobertas, o grupo deixou de ser classificado como molusco.

Os cirrípedes são exclusivamente marinhos e muitos vivem grudados em substrato rochoso, em conchas, em objetos flutuadores; outros são comensais em baleias, tartarugas e alguns grupos de peixes. Ainda existem as formas parasitas, altamente especializadas, onde as estruturas de artrópodes desaparecem completamente.

Os cirrípedes mais interessantes para a Paleontologia são os da ordem Thoracica com seus dois grupos principais: os Lepadomorpha, pedunculados, são conhecidos como conchas-marrecas das quais exemplificamos com o gênero *Scalpellum*, comum no litoral brasileiro; e os Balanomorpha, que são formas sésseis e muito frequentes em litorais rochosos (figura 21.20). São conhecidos como cracas.

O gênero atual *Chthamalus* é indicador da parte superior da zona intermarés, o gênero *Tetraclita* da parte média e o gênero *Balanus* da parte inferior, todos balanomorfos comuns no litoral do Brasil.

A principal característica dos cirrípedes torácicos é a presença de seis pares de apêndices alimentares, os cirros, e das diversas placas que recebem os nomes de tergum, scutum, carena; umas fixas e outras móveis, destinadas a deixarem os cirros livres para captar alimento proveniente do plâncton. As placas são de crescimento contínuo e os cirrípedes não passam por ecdises.

Conhecidos desde o Paleozoico, não apresentam grande importância estratigráfica. Na Formação Pirabas, Oligo–Mioceno do Pará, já foram assinaladas diversas espécies do gênero *Balanus*: *B. tintinnabulum*, *B. improvisus* e *B. eburneus*, todos viventes não só na região Caribeana mas com ampla distribuição geográfica (Távora & Pontes, 2002).

Subclasse Malacostraca

(Cambriano–Recente)

Como já mencionado, os malacostráceos constituem a subclasse dos crustáceos evoluídos com cerca de três quartos das espécies descritas. No corpo, os oito primeiros segmentos constituem o tórax, e os seis últimos o abdômen, todos providos de apêndices. Com a evolução do grupo, os três primeiros apêndices torácicos se modificam em maxilípedes e os cinco restantes permanecem como apêndices locomotores facilmente observáveis em caranguejos e lagostas.

São conhecidos desde o Cambriano e sua sistemática, bastante complexa, será aqui, na medida do possível, adequada para os interesses diretos da Paleontologia do Brasil.

Das duas principais séries que vão constituir a primeira grande subdivisão dos malacostráceos, os Leptostraca, primitivos, com cerca de sete espécies marinhas já descritas, não serão aqui comentados por não apresentarem nenhum vestígio fossilífero. Os Eumalacostraca, com a quase totalidade das espécies conhecidas, que se aproxima de quarenta mil, vão constituir os "verdadeiros crustáceos" tão importantes na zoologia e na paleontologia (Brito *et alii*, 2000).

São classificados em quatro superordens: Syncarida, Hoplocarida, Pericarida e Eucarida, cada qual com suas ordens e subordens.

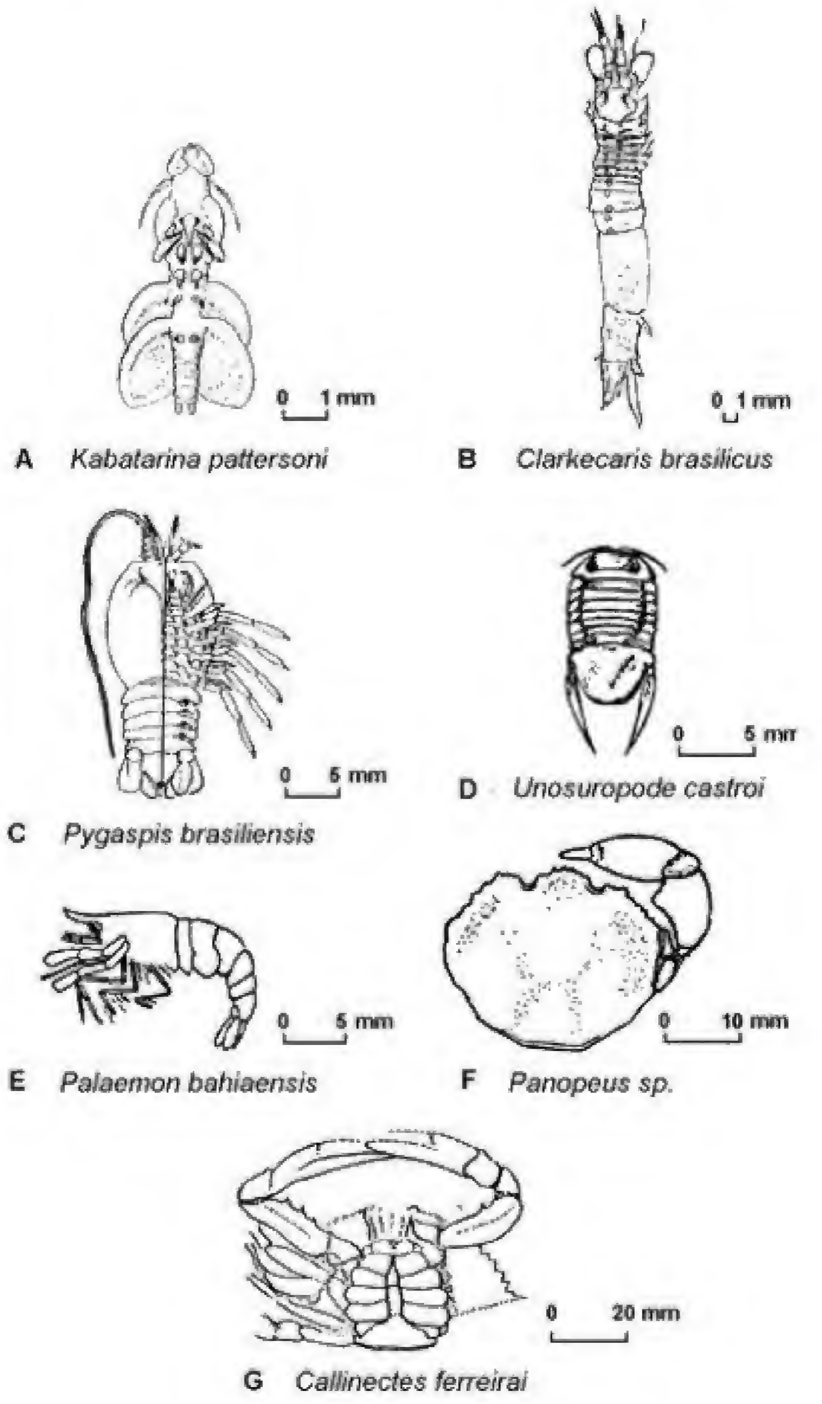
Os sincarídeos são crustáceos primitivos de água doce e desprovidos de carapaça. Atualmente incluem os menores malacostráceos, alguns cavernícolas, outros lacustres. São encontrados na Europa, na Amazônia e na Austrália.

No documentário paleontológico do Brasil ocorre o gênero *Clarkecaris* (figuras 21.19B e 21.21), na Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná, um relativamente abundante fóssil que mede de 3 a 4 cm de comprimento (Brito & Quadros, 1978).

Os hoplocarídeos vão constituir os estomatópodos conhecidos por tamburutacas muito comuns no litoral do Brasil, caracterizados pela transformação do segundo par de apêndices em patas semelhantes às garras do louva-deus. Ainda não foram encontrados fósseis no Brasil desses animais que podem ultrapassar 20 cm de comprimento.

Os pericarídeos são um grupo de crustáceo bastante heterogêneo caracterizado pela presença de um "marsúpio" ventral. Apresentam formas muito diferentes, como, por exemplo, os misidáceos, com aspecto de camarão e os isópodes que são as baratinhas-de-praia e os tatuzinhos-de-jardim, formas inteiramente terrestres.

Dentre os fósseis brasileiros, destacamos os gêneros *Pygaspsis*, *Liocaris*, *Paulocaris* (figura 21.19C) encontrados na Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná e *Unusuropode*, um isópode da Formação Açu, Cretáceo da Bacia Potiguar (figura 21.19D). Os isópodes também são conhecidos da Formação Tatuí, Permiano da Bacia do Paraná (Mezzalira & Martins-Neto, 1992).



A *Kabatarina pattersoni*
B *Clarkecaris brasilicus*
C *Pygaspis brasiliensis*
D *Unosuropode castroi*
E *Palaemon bahiaensis*
F *Panopeus sp.*
G *Callinectes ferreirai*

Figura 21.19 (A) Vista ventral de *Kabatarina pattersoni*, copépodo parasita das branquias do peixe *Cladocyclus gardneri* da Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Maisey, 1991). (B) *Clarkecaris brasilicus* – exemplar praticamente completo onde se nota os apêndices cefálicos bem preservados (Pinto, 1985). (C) *Pygaspis brasiliensis*, um malacostráceo pericarídeo da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná (Pinto, 1971). (D) *Unosuropode castroi*, pericarídeo isópodo da Formação Açu, Cretáceo da Bacia Potiguar (Duarte & Santos, 1962). (E) *Palaemon bahiaensis*, um camarão da Formação Marizal, Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo (Beurlen, 1950). (F) Vista dorsal de *Panopeus* sp., com quelípede, um caranguejo da Formação Pirabas, Oligoceno–Mioceno do Pará (Brito, 1972). (G) Vista ventral de *Callinectes ferreirai*, um siri da Formação Pirabas (Brito, 1971).

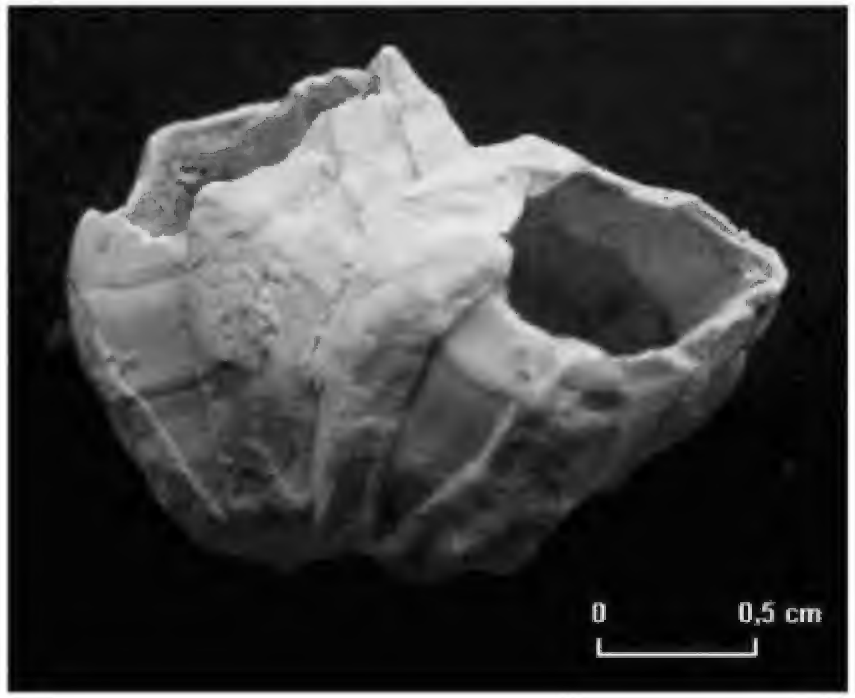


Figura 21.20 *Balanus* sp., um cirrípede do Oligo–Mioceno da Formação Pirabas. Coleção UFRJ-DG 004 Cr.

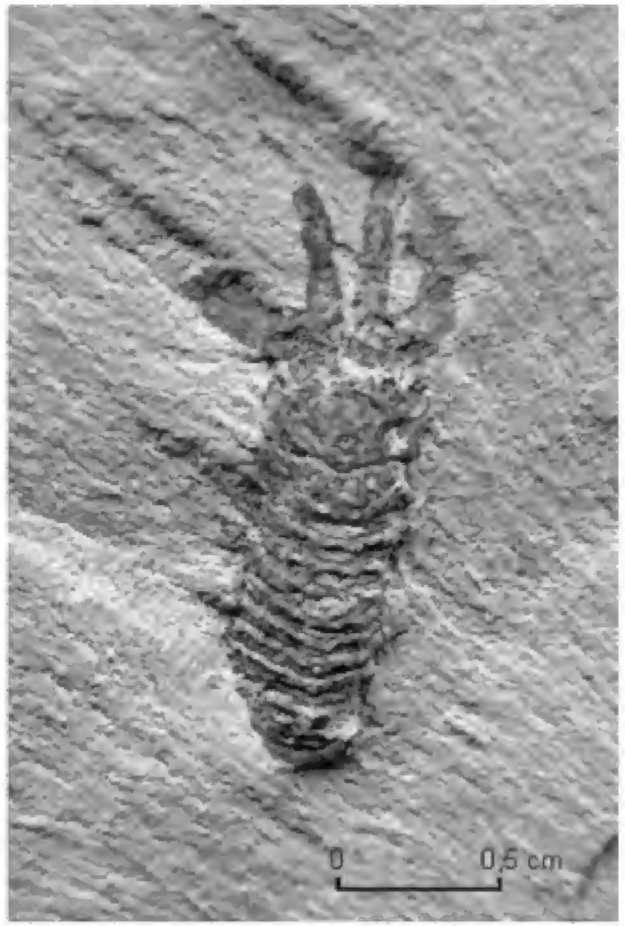


Figura 21.21 *Clarkecaris brasilicus*, malacostráceo do Permiano da Bacia do Paraná (Formação Irati). Coleção UFRJ-DG 013 Cr.

Os eucarídeos, que abrangem a ordem dos camarões, lagostas e caranguejos (Decapoda), são geralmente marinhos, bem caracterizados pelos cinco últimos pares de apêndices torácicos destinados à locomoção; o primeiro dos quais, muitas vezes, modificado em quelípede, com uma poderosa pinça ou garra.

Ordem Decapoda

(Devoniano Superior–Holoceno)

Os decápodes possuem dez pernas, as quais são conectadas ao tórax e que podem ter sido modificadas através da perda de partes, fusão de podômeros, formação de quelas e mesmo redução e perda das situadas na região posterior terminal. As quelas são geralmente muito calcificadas, em especial entre os caranguejos, o que em parte resulta num registro fóssil maior, quando comparado com outros decápodes. Esta ordem possui numerosas adaptações para a proteção e defesa que afetam fortemente sua morfologia e "integridade" no registro fóssil. Os decápodes que se movem lentamente, são bem calcificados, enquanto os nadadores (por exemplo, os camarões), geralmente são pouco calcificados. Dentre os aspectos mais significativos do desenvolvimento evolutivo desta ordem é a evolução dos caranguejos, cujo abdômen é dobrado sob o tórax e alguns segmentos são fusionados. Esta posição do abdômen protege as brânquias de serem sufocadas com sedimento, o que possibilita viverem em ambientes lamacentos e escavar mais efetivamente (Robinson & Kaesler, 1987). Os decápodes podem ser subdivididos em duas subordens: Natantia e Reptantia.

Os decápodes da subordem Natantia são adaptados à natação e caracterizados pelo corpo achatado lateralmente, pelo abdômen desenvolvido e pela presença de um rostro cefálico dotado de quilha em forma de serra. Temos como exemplo, os camarões (figura 21.23).

Aqueles pertencentes à subordem Reptantia, adaptados a se locomoverem nos fundos dos mares e lagos, caracterizados pelo corpo achatado dorsiventralmente, carapaça bastante rija, e quase sempre a presença de poderosos quelípedes, temos os seguintes grupos: Macrura que são as lagostas; Anomura, constituída pelos paguros, que geralmente protegem seu frágil abdômen introduzindo-o em conchas abandonadas de gastrópodes, e pelos tatuís; e finalmente pelos Brachyura que abrangem os caranguejos e siris, cujas diferenças estão na forma da carapaça e do quinto par de apêndices locomotores. Os siris apresentam-se com as carapaças mais achatadas e dotadas das partes laterais pontiagudas, e seu último par de patas é transformado em remo. Os caranguejos têm a carapaça alta, desprovida de pontas, e as patas locomotoras do quinto par são iguais às demais.

No documentário paleontológico do Brasil ocorrem camarões do gênero *Palaemon* do Cretáceo da Bacia do Recôncavo (figura 21.19E), *Atyoida* do Terciário da Bacia de Taubaté, além de formas muito bem preservadas (*Beurlenia araripensis*) da Formação Santana, Bacia do Araripe (Martins-Neto & Mezzalira, 1991; Schweigert *et alii*, 2007).

Quanto aos reptantes, os fósseis brasileiros conhecidos são de caranguejos e siris. Do Maastrichtiano da Bacia Pernambuco-Paraíba já foram descritas espécies dos gêneros *Paleoxanthopsis* e *Ophtalmoplax*; do Albiano, da Bacia de Sergipe, espécies de *Galatheites* e *Archaeopus* e, do Oligo–Mioceno do Pará, Formação Pirabas, numa riquíssima carcinofauna, já foram assinaladas espécies dos gêneros *Portunus*, *Acanthocarpus*, *Calappa*, *Parthenope*, *Cyclocancer*, *Callinectes*, *Scylla*, *Euphylax*, *Panopeus*, *Sesarma* e *Uca* (figura 21.19F-G). Muitas das espécies fósseis do mencionado Oligo–Mioceno do Pará se assemelham a formas recentes da Província Caribeana. Como exemplo destacamos *Uca maracoani* (figura 21.22), da fácies de mangue da Formação Pirabas, tão comum nos manguezais do Brasil (Brito, 1993; Távora & Silva Jr., 2002).

Distribuição Estratigráfica e Paleogeográfica dos Artrópodes Fósseis no Brasil

Os artrópodes com registro estratigráfico mais antigo no Brasil são os trilobitas. Distribuídos nas bacias do Paraná, Parnaíba, Amazonas, Jatobá e Parecis, são encontrados em rochas que datam do Devoniano. Também os insetos têm uma longa história em nosso país, pois já em rochas do Permo–Carbonífero da Bacia do Paraná (Grupo Tubarão) ocorrem fósseis pertencentes à ordem Blattodea. Entretanto, a paleoentomofauna será bem mais diversificada a partir do Cretáceo, quando são comuns espécimens de homópteros, ortópteros, himenópteros, dípteros, odonatas, blatoideos e coleópteros na Bacia do Araripe.

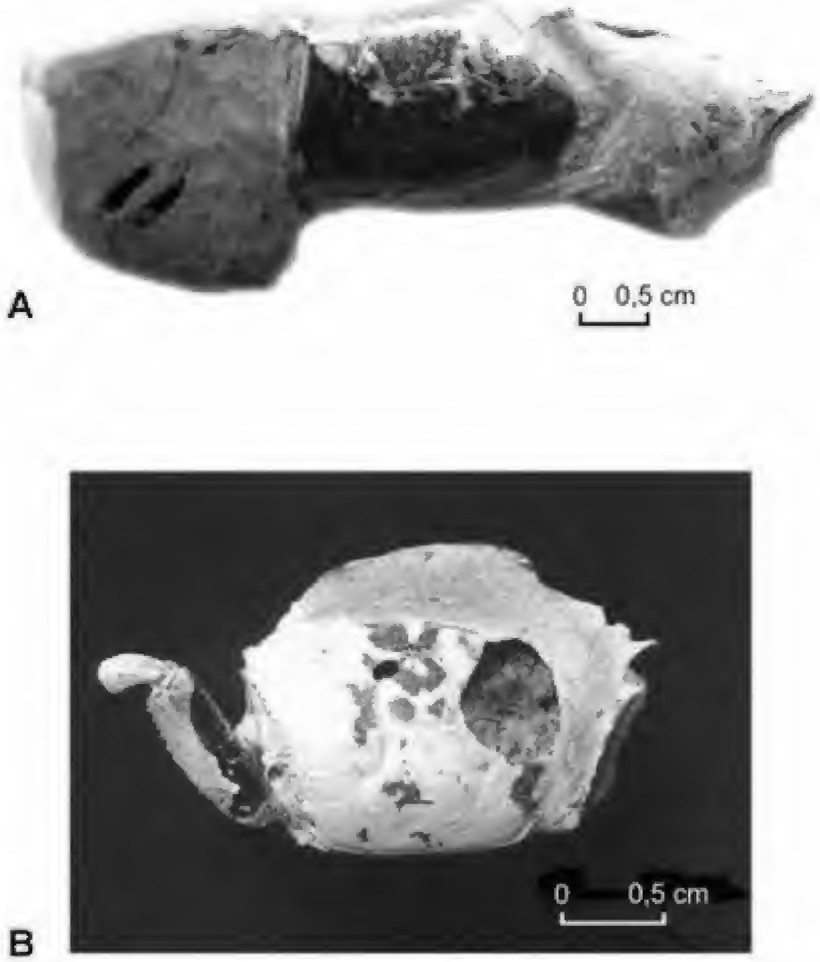


Figura 21.22 *Uca maracoani*, crustáceo decápode da Formação Pirabas (Oligo–Mioceno). (A) Concreção carbonática contendo o decápode (carcinólito). Exemplar UFRJ-DG 061 Cr. (B) Espécimen de *Uca maracoani* no qual preservou-se um quelípede e o tórax. Exemplar MG-3014-I (Távora, 2000).

Os merostomados (euripterídeos e xifosurídeos) possuem um registro estratigráfico bastante limitado em nossas bacias sedimentares. Apenas no Carbonífero da Bacia do Paraná é onde ocorre um gênero de euripterídeo. Outros quelicerados, tais como as aranhas e escorpiões foram até agora encontrados apenas em rochas do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe.

Dentre os crustáceos, os ostracodes tiveram uma espetacular radiação ecológica, e, por estarem presentes em todos os períodos do éon Fanerozoico, tornaram-se excelentes indicadores paleogeográficos, contribuindo eficazmente para a compreensão da história dos continentes e a evolução dos mares antigos. Na bioestratigrafia das rochas sedimentares cretácicas do Brasil são muito utilizados para a caracterização da idade relativa das rochas e inferências paleoambientais (Viana *et alii*, 1971; Carmo *et alii*, 2004).

Muitos outros grupos de artrópodes são encontrados em nossas bacias sedimentares, tais como conchostráceos, decápodes (figura 21.23), cirrípedes, copépodes e isópodes. Entretanto, a ocorrência muitas vezes restrita geográfica e temporalmente não possibilita, ainda, uma utilização mais ampla de tais fósseis como elementos para a aplicação na bioestratigrafia e análise paleogeográfica.

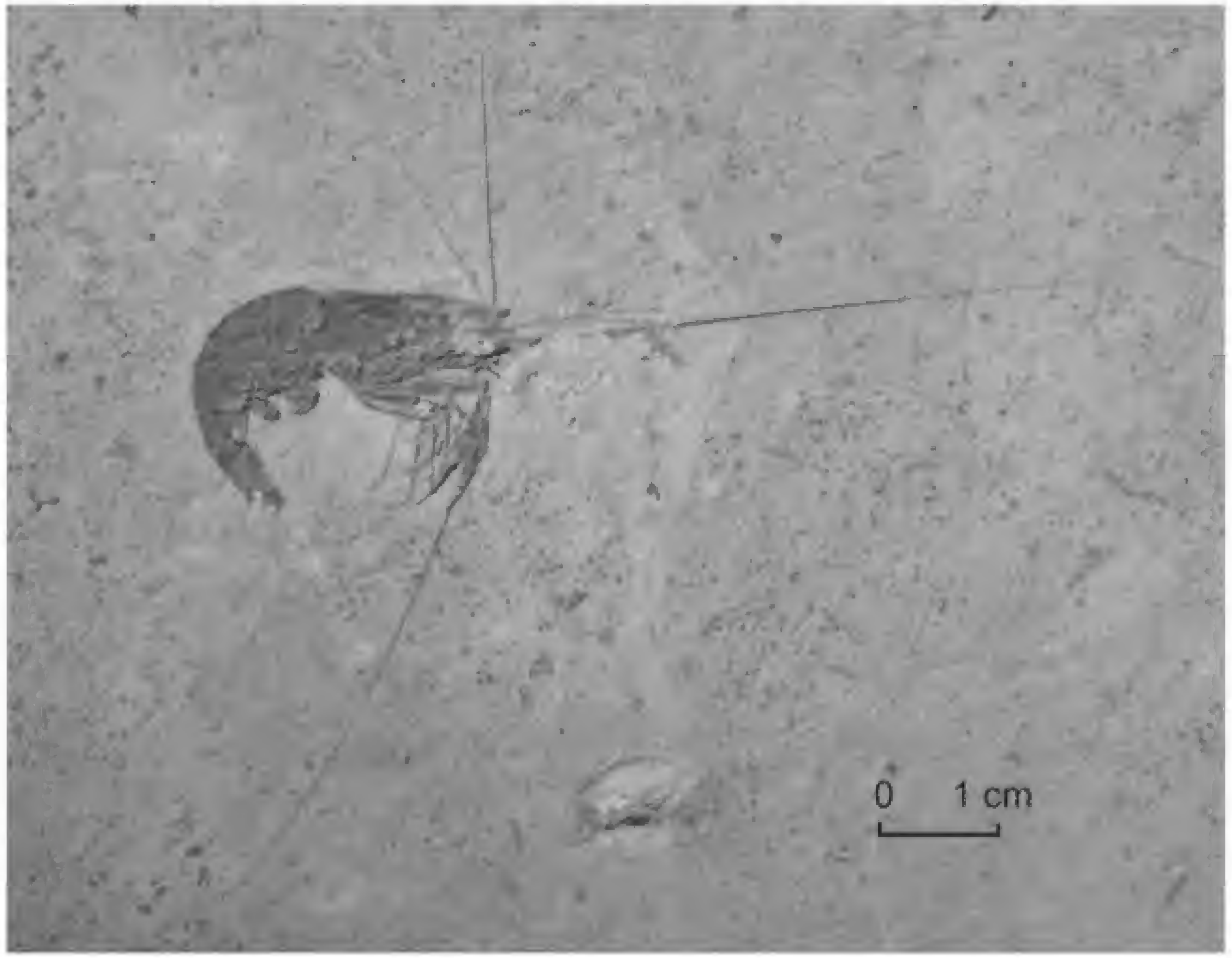


Figura 21.23 *Beurlenia* sp. Crustáceo decápode da Formação Santana, Membro Crato (Cretáceo Inferior – Bacia do Araripe, Ceará). Coleção UFRJ – DG 149 Cr.

Aplicações

Através do conhecimento dos aspectos da autoecologia e sinecologia dos vários grupos de artrópodes viventes, é possível sob uma visão atualística (o presente é a chave do passado), a interpretação das condições paleoambientais, paleoecológicas e paleogeográficas das rochas onde são encontrados tais fósseis.

As ordens Ostracoda e Conchostraca são bastante utilizadas para a análise das condições paleoambientais e paleoecológicas de ambientes de água doce. Informações tais como a temperatura, pH, transparência e profundidade da lâmina d'água podem ser obtidos a partir da análise de seus fósseis.

Os artrópodes compreendem uma grande variedade de organismos que ocupam nichos ecológicos extremamente diversificados. Ambientes de água doce, salgada, salobra ou mesmo regiões continentais desérticas são alguns dos locais onde podemos encontrá-los. Da mesma forma, ao longo da história geológica da Terra, os artrópodes distribuíram-se em muitos ambientes.

Alguns artrópodes, tais como os trilobitas, xifosurídeos e cirripedia, são exclusivos de ambientes marinhos, o que já é um bom indicador paleoambiental. Os trilobitas e xifosurídeos eram bentônicos vágeis e os cirripedia, formas sésseis que viviam sobre substrato rochoso ou em conchas.

Dependendo da abundância, estado de preservação, distribuição temporal e geográfica, os fósseis pertencentes a este filo poderão ser utilizados na análise bioestratigráfica ou para interpretações visando estudos paleoecológicos.

Referências

ARAI, M. & CARVALHO, I. S. 2001. Cretaceous conchostracans from Alagoas Basin (northeastern Brazil). *In:* INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS, 7, Buenos Aires, 1999, *Proceedings*, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 7, Buenos Aires 2001, p. 21-24.

BARNES, R. D. 1963. *Invertebrate Zoology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 632 p.

BARNES, R. D. 1990. *Zoologia dos Invertebrados*. 4ª ed., Livraria Roca Ltda, 1.179 p.

BECHLY, G. 2007. Insects of the Crato Formation. *In*: MARTILL, D.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds.). The Crato Fossil Beds of Brazil: Window Into An Ancient World. Cambridge University Press, p. 142-426.

BEURLEN, K. 1950. Alguns restos de crustáceos decápodes d'água doce fósseis no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *22*(4): 453-461.

BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. 1987. *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, 713 p.

BRITO, I. M. 1971. Contribuição ao Conhecimento dos Crustáceos Decápodos da Formação Pirabas. I – Brachyura Brachyrhyncha. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *43*(supl.): 389-498.

BRITO, I. M. 1972. Contribuição ao Conhecimento dos Crustáceos Decápodos da Formação Pirabas. II – O gênero *Uca* (Brachiura – Ocypodidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *44*(1): 95-98.

BRITO, I. M. 1993. O aspecto moderno da carcinofauna da Formação Pirabas, Oligoceno–Mioceno do Estado do Pará. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, *65*(1): 57-61.

BRITO, I. M. & RIBEIRO, F. A. M. 1975. Ocorrência de Lepidoptera nos folhelhos de Tremembé e algumas considerações sobre a bacia geológica do Paraíba, Estado de São Paulo. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, *47*(1): 105-111.

BRITO, I. M. & QUADROS, L. P. 1978. Ocorrência inédita de *Clarkecaris brasilicus* (Crustacea-Malacostraca) no Permiano do Estado do Paraná. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, *50*(3): 417-421.

BRITO, I. M.; CARVALHO, I. S.; VICALVI, M. A. & CARVALHO, M. G. P. 2000. Artrópodes. *In*: CARVALHO, I. S. (ed.). *Paleontologia*. 1ª ed. Editora Interciência, p. 423-451.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 1990. *Invertebrates*. Massachusetts, Publishers Sunderland, 922 p.

CAMACHO, H. H. 1974. *Invertebrados Fósiles*. Buenos Aires, Editorial Universitaria, 2ª edição, 707 p.

CAMPOS, D. R. B. 1986. Primeiro registro fóssil de Scorpionoidea na Chapada do Araripe (Cretáceo do Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(1): 135-137.

CAMPOS, D. R. B.; VACHON, M. & HEYLER, D. 1988. Deux nouvelles espèces de scorpion fossile du Cretacé Inferieur du bassin de l'Araripe, Brésil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *60*(4): 494.

CARDOSO, R. N. 1962. Alguns conchostráceos mesozoicos do Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia*, *11*(2): 21-38.

CARMO, D. A.; RAFEL, R. M. L.; VILHENA, R. M. & TOMASSI, H. Z. 2004. Redescrição de *Theriosynoecum silvai* e *Darwinula martinsi*, Membro Crato (Formação Santana), Cretáceo Inferior, Bacia do Araripe, NE, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *7*(2): 151-158.

CARVALHO, I. S. 1993. *Os conchostráceos fósseis das bacias interiores do Nordeste do Brasil*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, v. 1, 319 p.

CARVALHO, I. S. 2001. Os conchostráceos da Bacia de Cedro (Nordeste do Brasil, Cretáceo Inferior). *In*: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 2, 1997, Crato, Ceará, Coleção Chapada do Araripe nº 1, I e II Simpósios Sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste. *Comunicações*, p. 156-163.

CARVALHO, I. S. & CARVALHO, M. G. P. 1990. O significado paleoambiental dos conchostráceos da bacia de Sousa. *In:* SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1, *Atas*. Crato, p. 329-336.

CARVALHO, I. S.; HACIDUME, E. & HEILBRON, M. 2002. Controle tectônico na distribuição das conchostracofaunas cretáceas nas bacias interiores do Nordeste do Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 2, *Boletim*. São Pedro, SP, 2002, p. 43-47.

CARVALHO, M. G. P. & FONSECA, V. M. M. 1988. Contribuição ao conhecimento dos Trilobitas carboníferos das bacias do Amazonas e Parnaíba. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *60*(1): 110.

CARVALHO, M. G. P. & FONSECA, V. M. M. 2007. The trilobite "*Dalmanites*" *maecurua* Clarke, 1890 (Middle Devonian, Amazon Basin, Brazil) and the new genus *Amazonaspis* (Synphoriidae). *American Museum Novitates*, 3591, 4 figs, 2 tables, 11 p.

CARVALHO, M. G. P. & EDGECOMBE, G. D. 1991. Lower-Early Middle Devonian Calmoniid Trilobites from Mato Grosso, Brazil, and related species from Paraná. *American Museum Novitates*, 3022, 13 p., 5 figs.

CARVALHO, M. G. P. & LOURENÇO, W. R. 2001. A new family of fossil scorpions from the Early Cretaceous of Brazil. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Terre e des planetes/Earth and Planetary Sciences*, *332*(2001): 711-716.

CARVALHO, M. G. P.; MELO, J. H. G. & QUADROS, L. P. 1987. Trilobitas devonianos do flanco Noroeste da Bacia do Paraná. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro. Anais, 1987, v. 2, p. 545-565.

CARVALHO, M. G. P.; EDGECOMBE, G. D. & LIEBERMAN, B. S. 1997. Devonian calmoniid trilobites from the Parnaíba Basin, Piauí State, Brazil. *American Museum Novitates*, 3192, 11 p., 4 figs., 2 tab.

CLARKSON, E. N. K. 1984. *Invertebrate Paleontology and Evolution*. George Allen & Unwin, 323 p.

CLARKSON, E. N. K. 1998. *Invertebrate Paleontology and Evolution*. Oxford, Blackwell Science Ltd., 4ª ed., 452 p.

DUARTE, L. & SANTOS, R. S. 1962. Fósseis do Arenito Açu. *Coleção Mossoroense*, Série B, Mossoró, nº 62, 16 p.

DUNLOP, J. A.; MENON, F. & SELDEN, P. A. 2007. Arachnida: spiders, scorpions and allies. *In*: MARTILL, D.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. (eds.). The Crato Fossil Beds of Brazil: Window Into An Ancient World. Cambridge University Press, p. 103-132.

ELDREDGE, N. 1977. Trilobites and evolutionary patterns. *In:* HALLAM, A. (ed.). *Patterns of evolution*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, p. 305-332.

FONTES, L. R. & VULCANO, M. A. 1998. Cupins fósseis do Novo Mundo. *In*: FONTES, L. R. & BERTI FILHO, E. (eds.). *Cupins: o desafio do conhecimento*. Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz – FEALQ, Piracicaba, p. 243-295.

FORTEY, R. A. 1997. Classification. *In*: KAESLER, R. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O. Arthropoda 1. Trilobite*, revised. Boulder, Lawrence. Geological Society of America. University of Kansas Press, p. 289-297.

GRIMALDI, D. A. 1990. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *195*, 191 p.

GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. 2005. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, 755 p.

KAESLER, R. L. 1987. Superclass Crustacea. *In:* BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Boston, p. 241-258.

LANA, C. C. & CARVALHO, I. S. 2001. Cretaceous Brackish water Conchostraca from Potiguar Basin, northeastern Brazil. *In:* INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS, 7, Buenos Aires, 1999, *Proceedings*, Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 7, Buenos Aires, p. 71-75.

LANA, C. C. & CARVALHO, I. S. 2002. Cretaceous conchostracans from Potiguar Basin (northeast Brazil): relationships with West African conchostracan faunas and palaeoecological inferences. *Cretaceous Research*, *23*(3): 351-362.

LEHMANN, U. & HILLMER, G. 1983. *Fossil Invertebrates*. Cambridge, University Press. xiv + 350 p.

LEVI-SETTI, R. 1993. *Trilobites*. University of Chicago Press, Chicago, London, 342 p.

MAISEY, J. G. 1991. *Santana Fossils – An Illustrated Atlas*. T.F.H. Publications, Neptune City, N.Y., 459 p.

MARTINS-NETO, R. G. 1996. New mayflies (Insecta, Ephemeroptera) from the Santana Formation (Lower Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil. *Revista Española de Paleontologia*, *11*(2): 177-192.

MARTINS-NETO, R. G. 2006 Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). *Revista Brasileira de Zoociência*, *8*(2): 155-183.

MARTINS-NETO, R. G. & MEZZALIRA, S. 1991. Descrição de crustáceos (Caridae) da Formação Santana, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *63*: 155-160.

MARTINS-NETO, R. G.; VIEIRA, F. R. M.; KUCERA-SANTOS, J. C. & FRAGOSO, L. M. C. 1992. Dípteros (Insecta, Empidoidea) da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, Oligoceno do Estado de São Paulo. I – Família Hybotidae. *Acta Geologica Leopoldensia*, *36*(15): 31-48.

MAURY, C. J. 1934. *Fossil Invertebrata from Northeastern Brazil.* Bulletin of American Museum of Natural History, *67*: 123-179. *In*: FUNDAÇÃO GUIMARÃES DUQUE. Coleção Mossoroense, *194*, p. 52-58, 1982.

MENDES, J. C. 1960. *Introdução à Paleontologia Geral.* Biblioteca Científica Brasileira, Coleção do Estudante, 384 p.

MENDES, J. C. 1982. *Paleontologia Geral.* Livros Técnicos e Científicos Ed., figs., 2ª ed., Rio de Janeiro, 368 p.

MENDES, M. 1999. An attempt at taphonomic simulation in Blattopteras from Araripe (Lower Cretacean) from NE of Brazil. *In*: INTERNATIONAL PALAEONTOMOLOGICAL CONFERENCE, 1, *Proceedings*, 1998, Moscow, AMBA Projects, p. 99-101.

MENDES, M. & PINTO, I. D. 2001. The first findings of Blattodea (Insecta, Blattidae) from the Fonseca Formation, Oligocene Period, Minas Gerais, in the South East of Brazil. *Acta Geologica Leopoldensia*, *24*(52-53): 283-290.

MENON, F. & MARTILL, D. 2007. Taphonomy and preservation of Crato Formation arthropods. *In*: MARTILL, D.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. The Crato Fossil Beds of Brazil: Window Into An Ancient World. Cambridge University Press, p. 79-96.

MEZZALIRA, S. & MARTINS-NETO, R. G. 1992. Novos crustáceos paleozoicos do Estado de São Paulo, com descrição de novos *taxa*. *Acta Geologica Leopoldensia*, *36*(15): 49-66.

MOORE, R .C. (ed.). 1969. *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Arthropoda 4, 2, Geological Society of America & University of Kansas.

NIELD, E. W. & TUCKER, V. C. T. 1985. *Paleontology – An Introduction.* Pergamon Press, Oxford, England, 177 p.

PALMER, A. R. 1958. Morphology and ontogeny of a Lower Cambrian ptychoparioid trilobite from Nevada. *Journal of Paleontology*, *32*(1): 154-170.

PINTO, I. D. 1971. Reconstituição de *Pygaspis* Beurlen, 1934 (Crustacea – Pygocephalomorpha). Sua posição sistemática, seu significado e de outros fósseis para o Gondwana. *Anais da Academia brasileira de Ciências, 43*(suplemento): 387-407.

PINTO, I. D. 1972. Permian Insects from the Paraná Basin, South Brazil. I – Mecoptera. *Revista Brasileira de Geociências*, *2*(2): 105-116.

PINTO, I. D. 1985. New data on the genus *Clarkecaris* Mezzalira, 1952 (Malacostraca) from Brazil. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos*, *27*(2), Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia, DNPM, p. 253-259.

PINTO, I. D. & PURPER, I. 1986. A new blattoid from the Cretaceous of Brazil. *Pesquisas*, Porto Alegre, *18*: 5-10.

PINTO, I. D. & SEDOR, F. A. 2000. A new Upper Carboniferous Blattoid from Mafra Formation. Itararé group, Paraná Basin, Brazil. *Pesquisas em Geociências*, *27*(2): 45-48.

ROBISON, R. A. 1987. Superclass Chelicerata. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates.* Blackwell Scientific Publications, Boston, p. 258-262.

ROBINSON, R. A. & KAESLER, R. L. 1987. Phylum Arthropoda. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHAM, A. H. & ROWELL, A. J. (eds.). *Fossil Invertebrates.* Blackwell Scientific Publications, p. 205-269.

RÖHN, R. 1987. Conchostráceos da Formação Rio do Rasto (bacia do Paraná, Permiano Superior) no Estado do Paraná e no norte do Estado de Santa Catarina. *Boletim do Instituto de Geociências – USP*, Série Científica, *18*: 24-66.

RÖHN, R. & RÖSLER, O. 1990. Conchostráceos da Formação Rio do Rasto (bacia do Paraná, Permiano Superior): bioestratigrafia e implicações paleoambientais. *Revista Brasileira de Geociências*, *19*(4): 486-493.

SCHOENEMANN, B.; CLARKSON, E. N. K.; AHLBERG, P. & ÁLVAREZ, M. E. D. 2010. A tiny eye indicating a planktonic trilobite. *Palaeontology*, p. 1-7.

SCHWEIGERT, G.; MARTILL, D. M. & WILLIAMS, M. 2007. Crustacea of the Crato Formation. *In*: MARTILL, D.; BECHLY, G. & LOVERIDGE, R. F. The Crato Fossil Beds of Brazil: Window Into An Ancient World. Cambridge University Press, p. 133-141.

SOARES, S. P.; SIMÕES, M. G. & LEME, J. M. 2008. O papel da fossilização e do intemperismo na sistemática dos trilobites Phacopida (Calmoniidae e Homalonotidae) do Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *11*(2): 117-128.

STORER, T. I.; USINGER, R. L.; STEBBING, R. C. & NYBAKKEN, J. W. 1986. *Zoologia Geral.* Companhia Editora Nacional, 816 p.

STORMER, L. 1959. Arthropoda – general features. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part O, Arthropoda 1. Geological Society of America, University of Kansas Press, Lawrence, p. O3-O16.

TASCH, P. 1987. *Fossil Conchostraca of the Southern Hemisphere and continental drift. Paleontology, bioestratigraphy and dispersal.* Colorado, Geological Society of America. Memoir 165, 290 p.

TÁVORA, V. A. 2000. *Carcinólitos da Formação Pirabas (Eomioceno) – Estado do Pará.* Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 116 p.

TÁVORA, V. A. & PONTES, K. G. A. 2002. Paleoecologia dos cirrípides balanomorfos da Formação Pirabas (Eomioceno) – Estado do Pará. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 41, *Anais*, João Pessoa, 2002, Sociedade Brasileira de Geologia, p. 683.

TÁVORA, V. A. & SILVA Jr., O. G. 2002. Petrografia e geoquímica dos carcinólitos da Ecofácies Baunilha Grande da Formação Pirabas (Eomioceno), Estado do Pará. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *3*: 5-16.

TINOCO, I. M. & KATOO, I. 1975. Conchostráceos da Formação Sousa, Bacia do Rio do Peixe, Estado da Paraíba. *In:* SIMPÓSIO DE GEOLOGIA, 7, Fortaleza, 1975. *Atas.* Fortaleza, Sociedade Brasileira de Geologia/Núcleo Nordeste, p. 135-147.

VIANA, C. F.; GAMA Jr., E. G.; SIMÕES, I. A.; MOURA, J. A.; FONSECA, J. R. & ALVES, R. J. 1971. Revisão Estratigráfica da Bacia do Recôncavo/Tucano. *Boletim Técnico Petrobras*, Rio de Janeiro, *14*(3/4): 157-192.

WEBB, J. A. 1979. A reappraisal of the palaeoecology of conchostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, *158*(2): 259-275.

22

Moluscos

Deusana Maria da Costa Machado
Carla Bender Kotzian
Fernando Erthal

Moluscos são metazoários de corpo mole recoberto por um tecido fino, bilateralmente simétricos, triploblásticos, protostômios, de celoma reduzido e não segmentados (R. S. K. Barnes, 1984; Ruppert & Barnes, 1996; Brusca & Brusca, 2007). Mas nem todas as feições citadas podem ser observadas em indivíduos adultos, já que muitas delas são visíveis, apenas, durante o início do desenvolvimento embrionário.

Graças à presença de uma concha, geralmente bem calcificada, os moluscos têm grande importância para a Paleontologia, visto esta se preservar sob a forma de moldes internos, externos e compostos, contramoldes e substituições, que fornecem boas informações sobre algumas feições morfológicas originais. Os caracteres conquiliológicos preservados tornam os moluscos um dos filos com história geológica bem conhecida, apresentando bom potencial para o estudo de processos evolutivos e reconstituições paleoambientais.

Os moluscos ocupam diversos hábitats e têm hábitos de vida muito variados. São encontrados principalmente em ambientes marinhos, mas também podem ocorrer em ambientes de água doce e terrestres, onde são mais raros. As ostras, os mexilhões e os mariscos podem ser encontrados em águas marinhas rasas, onde vivem fixos a rochas ou a outros organismos ou enterrados em substratos não consolidados. Muitos caracóis e quítons são de vida livre e rastejam lentamente sobre o fundo marinho. As lulas são natantes, deslocando-se com grande velocidade. Caracóis e lesmas terrestres podem estar intimamente associados à vegetação, sendo encontrados, inclusive, sobre a copa das árvores. Algumas vezes, durante o dia ou em períodos muito secos, enterram-se ou escondem-se sob a folhagem evitando a dessecação.

Os moluscos variam desde formas microscópicas, como os pterópodes, até tamanhos superiores a 18 metros, como a lula gigante *Architeuthis*.

Morfologia

O corpo dos moluscos é constituído, basicamente, por duas regiões: uma ventral, representada pelo conjunto **cabeça-pé** e uma dorsal chamada de **massa visceral** (figura 22.1A-H).

O **pé** é uma massa muscular com uma delimitação pouco precisa em relação à cabeça. Nos cefalópodes, o pé transformou-se em braços e num cone carnoso oco, chamado de **sifão** ou **hiponômio** (figura 22.1D), utilizado para nadar.

A **cabeça** localiza-se na extremidade anterior, podendo apresentar órgãos sensoriais, como um par de tentáculos e olhos. Os **bivalvios** não possuem cefalização nítida.

A **massa visceral** contém os diversos sistemas funcionais dispostos ao longo do eixo boca-ânus e geralmente encontra-se recoberta por uma concha calcária (figura 22.1A-H).

A concha é secretada por um tecido fino, que recobre toda superfície interna da concha, chamado **manto** ou **pálio**. Durante o crescimento do organismo, a concha sofre acresção tanto nas suas margens (mais acentuada) como no seu interior. Pode ser única (univalve), dupla (bivalve), várias (polivalve) ou pseudobivalve (univalve com aspecto bivalve), de composição aragonítica e/ou calcítica. Porém, pode estar ausente.

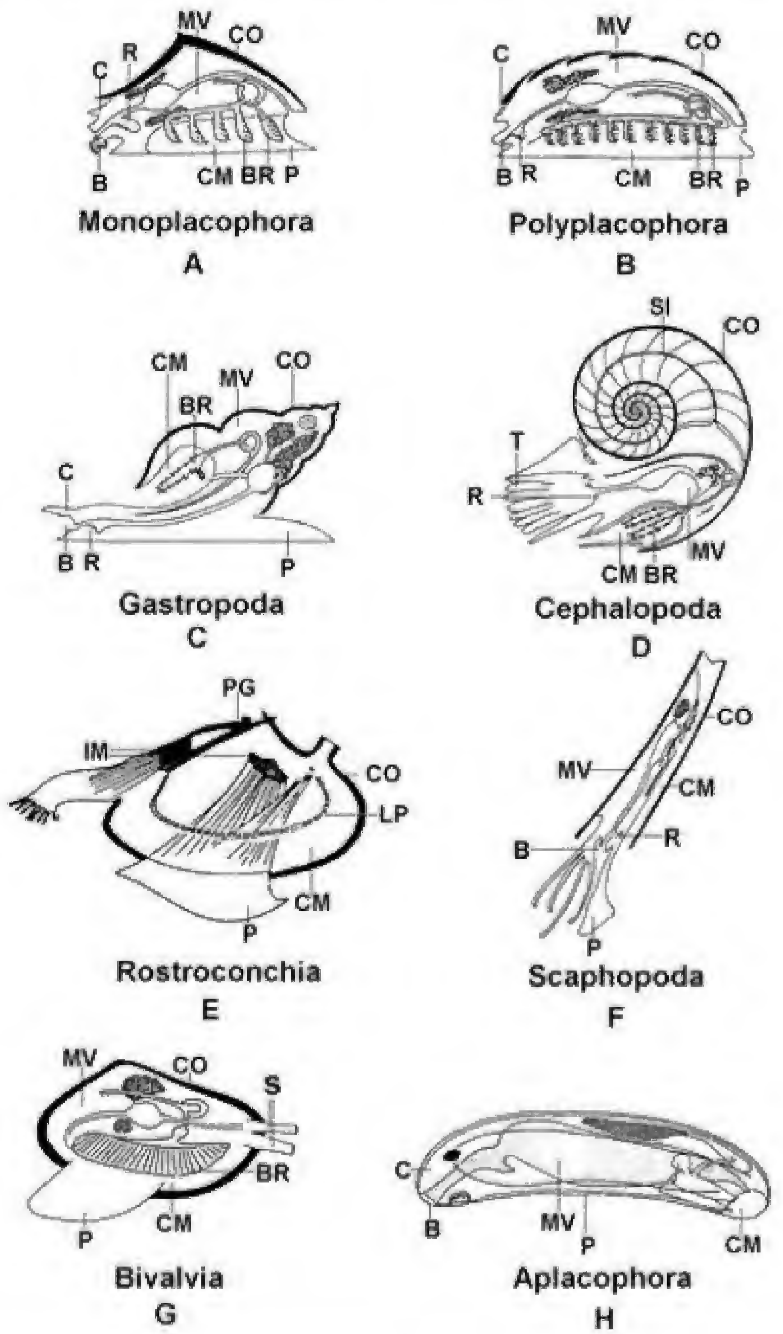


Figura 22.1 As várias classes do filo Mollusca e suas principais características morfológicas. CO – concha; P – pé; PG – pegma, C – cabeça; CM – cavidade do manto; S – sifão; B – boca; R – rádula; BR – brânquia; MV – massa visceral; SI – sifúnculo; T – tentáculos, LP – linha palial; IM – impressões musculares. Adaptado de Clarkson (1986) e R. S. K. Barnes (1984).

A concha apresenta basicamente três camadas (figura 22.2A): (1) **Perióstraco**: camada mais externa, orgânica, composta de conchiolina; (2) **Óstraco**: localiza-se logo abaixo do perióstraco, composta de uma ou duas camadas carbonáticas, sendo a segunda camada também denominada de hipóstraco, onde os cristais são envolvidos por conchiolina. Existem pelo menos 12 tipos de microestruturas (Carter & Clark II, 1985), sendo as mais comuns os tipos prismático, nacarado, foliáceo e lamelar cruzado (figura 22.2A-B); (3) **Mióstraco**: camada fina na área de fixação dos músculos, composta de aragonita e geralmente com microestrutura prismática.

Em um espaço entre o conjunto concha/manto e certas partes do corpo, chamado de **cavidade do manto** (= **cavidade palial**), alojam-se as brânquias e as aberturas dos sistemas excretor (nefridióporos), reprodutor (gonóporos) e digestivo (ânus).

As **brânquias** são lamelas geralmente revestidas por cílios, os quais criam, ao se movimentarem, as correntes **inalante** (entrada) e **exalante** (saída), permitindo que o organismo respire, alimente-se e libere excretas, fezes e gametas, e partículas sedimentares presentes na água ciculante (figura 22.1A-G).

Na cavidade bucal encontram-se a rádula e as glândulas salivares. A rádula é composta por uma fita membranosa com várias fileiras de dentes quitinosos (figura 22.3C), assentada sobre uma base cartilaginosa chamada **odontóforo** (figura 22.3A-B). Os cefalópodes desenvolveram, também, uma mandíbula e os bivalvios perderam a rádula.

Os moluscos são dioicos (sexos separados), porém a condição monoica (hermafroditismo ou sexos juntos) pode ocorrer. A fertilização externa é comum, mas em alguns casos é interna. Após a fecundação, forma-se uma larva planctônica **trocófora** (larva em forma de cume com um cinturão de células ciliadas) (figura 22.4A), que pode evoluir para o estágio larval **véliger** (figura 22.4B-D) sofrendo metamorfose até ser um adulto jovem bentônico.

Classificação

Os moluscos se encontram representados desde o Ordoviciano, com todas as suas classes (figura 22.1A-H). Desta forma, as discussões sobre a filogenia do filo baseiam-se, principalmente, em estudos morfológicos e embriológicos das classes conhecidas.

Para alguns autores o molusco primitivo teria se originado de um ancestral acelomado semelhante a um turbelário (Plathyhelminthes), com capacidade de secretar uma cutícula mucoide sobre a superfície dorsal do corpo (manto primitivo) (figura 22.5). Uma variação dessa hipótese (figura 22.6A) presupõe que os moluscos juntamente com os anelídeos, derivariam de um ramo comum com sua raiz nos turbelários ou em um ancestral turbelário (Brusca & Brusca, 2007).

Estudos mais recentes propõem que os moluscos teriam uma linhagem em comum com os Sipunculida, tendo ambos um ancestral não segmentado com poucas cavidades celomáticas (Ruppert & Barnes, 1996) e sendo grupo-irmão da linhagem Annelida/Arthropoda (figura 22.6B).

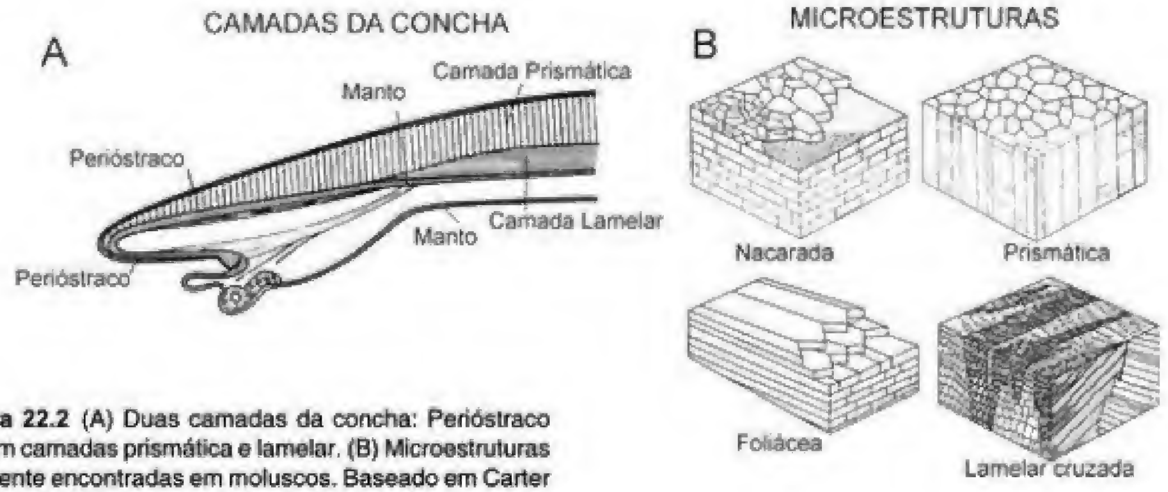


Figura 22.2 (A) Duas camadas da concha: Perióstraco e Óstraco com camadas prismática e lamelar. (B) Microestruturas mais comumente encontradas em moluscos. Baseado em Carter (1980); Dodd & Stanton (1981).

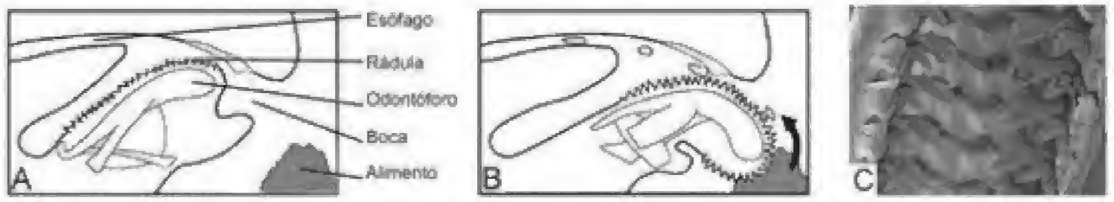

Esôfago
Rádula
Odontóforo
Boca
Alimento
A
B
C

Figura 22.3 Aparelho raspador dos moluscos. (A) Boca (gastrópode). (B) Movimento de raspagem. (C) Microfotografia da superfície de rádula de abalone (modificado de Johnston *et alii*, 2005).

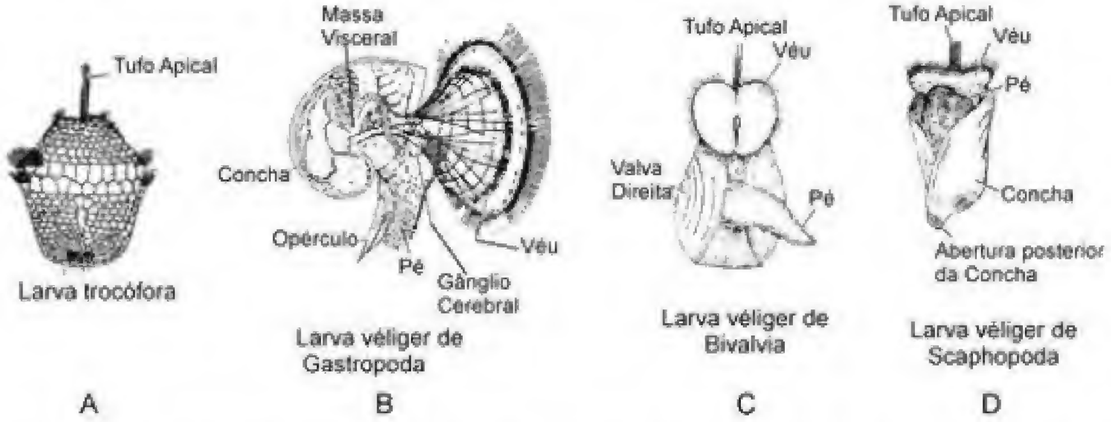
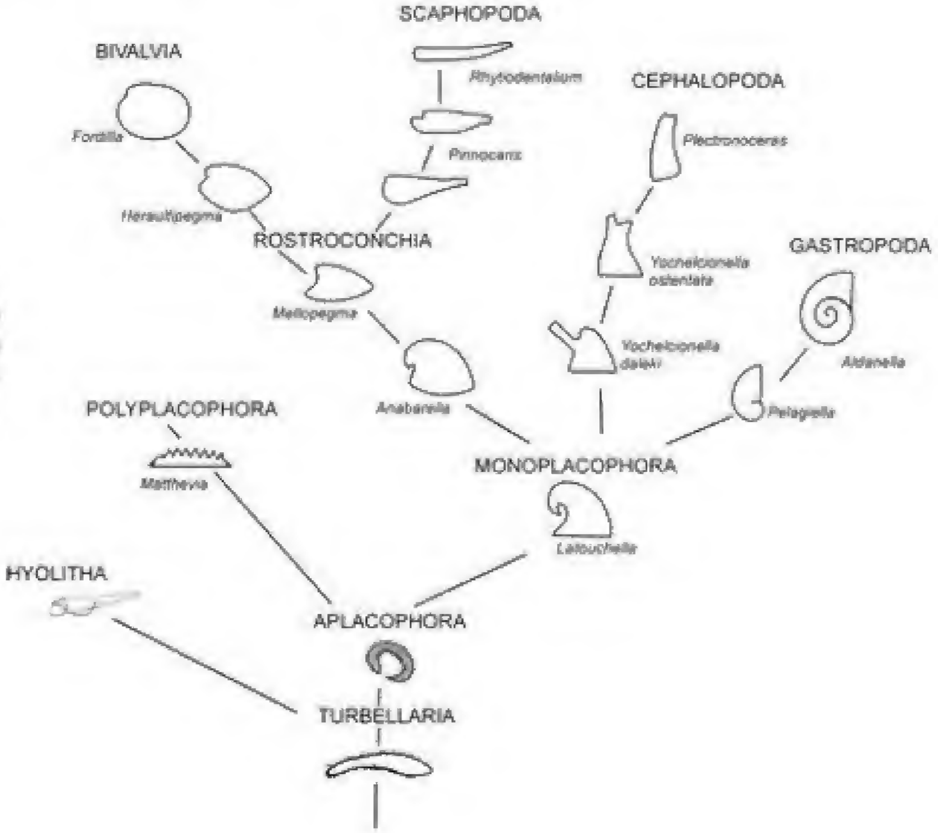

Tufo Apical
Larva trocófora
A
Massa Visceral
Concha
Opérculo
Pé
Gânglio Cerebral
Véu
Larva véliger de Gastropoda
B
Tufo Apical
Véu
Valva Direita
Pé
Larva véliger de Bivalvia
C
Tufo Apical
Véu
Pé
Concha
Abertura posterior da Concha
Larva véliger de Scaphopoda
D

Figura 22.4 Larvas de moluscos. (A) Estágio de larva trocófora. (B) Larva véliger de gastrópode. (C) Larva véliger de bivalve. (D) Larva véliger de escafópode. Baseado em Brusca & Brusca (2007).

Figura 22.5 Hipótese da evolução das formas de moluscos a partir de um verme turbelário. Adaptado de Pojeta *et alii* (1987).


SCAPHOPODA
BIVALVIA
Rhytodentalium
CEPHALOPODA
Fordilla
Plectronoceras
Pinnocaris
Heraultipegma
ROSTROCONCHIA
GASTROPODA
Yochelcionella ostentata
Mellopegma
Yochelcionella daleki
Aldanella
POLYPLACOPHORA
Anabarella
Pelagiella
MONOPLACOPHORA
Matthevia
Latouchella
HYOLITHA
APLACOPHORA
TURBELLARIA

Apesar da discussão quanto às relações filogenéticas dos moluscos, acredita-se que esse grupo apareceu muito cedo no clado dos prostotômios, logo depois do aparecimento do primeiro celomado, mas antes da origem do metamerismo dos Annelida/ Arthropoda (Brusca & Brusca, 2007) (figura 22.6A).

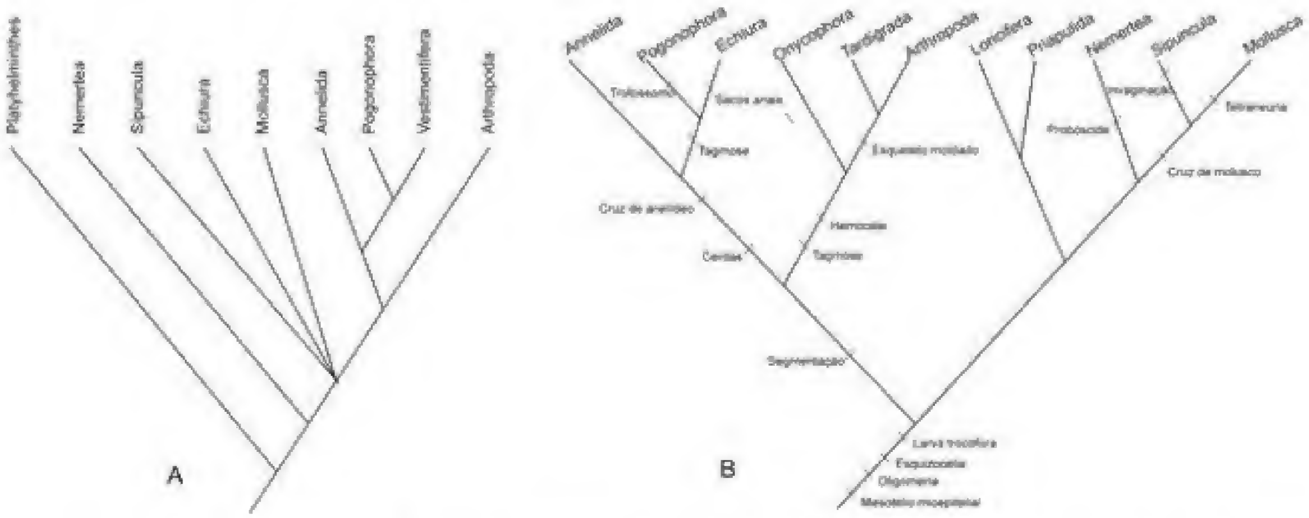

Platyhelminthes
Nemertea
Sipuncula
Echiura
Mollusca
Annelida
Pogonophora
Vestimentifera
Arthropoda
A
Annelida
Pogonophora
Echiura
Onycophora
Tardigrada
Arthropoda
Loricifera
Priapulida
Nemertea
Sipuncula
Mollusca
Trofossomo
Sacos anais
Tagmose
Esqueleto mudado
Invaginação
Tetraneuria
Probóscide
Cruz de molusco
Cruz de anelídeo
Hemocele
Cerdas
Tagmose
Segmentação
B
Larva trocófora
Esquizocelia
Oligomeria
Mesoderma mesoepitelial

Figura 22.6 (A-B) Hipóteses de evolução dos invertebrados, incluindo as principais apomorfias de cada grupo. Adaptado de Ruppert & Barnes (1996) e Brusca & Brusca (2007).

Abaixo está relacionada a classificação mais usada dos moluscos:

Classe Aplacophora (Recente): Exoesqueleto de espículas, sem concha

Classe Polyplacophora (Cambriano Superior–Recente)
- Ordem Paleoloricata (Cambriano Superior–Cretáceo Superior)
- Ordem Neoloricata (?Ordoviciano; ?Siluriano; Devoniano Inferior–Recente)

Classe Monoplacophora (Cambriano Inferior–Recente)
- Ordem Cyrtonellida (Cambriano Inferior–Devoniano Médio)
- Ordem Tyblidiida (Cambriano Médio–Recente)
- Ordem Bellerophontida (Cambriano Médio–Triássico Inferior)
- Ordem Pelagiellida (Cambriano Inferior?–Superior)

Classe Gastropoda (Cambriano Inferior–Recente)
- Subclasse Prosobranchia (Cambriano Inferior–Recente)
  - Ordem Archaeogastropoda (Cambriano Inferior–Recente)
  - Ordem Mesogastropoda (Ordoviciano Médio–Recente)
  - Ordem Neogastropoda (Cretáceo–Recente)
- Subclasse Opistobranchia (Carbonífero inferior–Recente)
  - Ordem Cephalaspidea (Carbonífero inferior–Recente)
  - Ordem Pyramidellacea (Recente)
  - Ordem Acochlidioidea (Recente)
  - Ordem Aplysiceae (Terciário–Recente)
  - Ordem Notaspidea (Recente)
  - Ordem Sacoglossa (Terciário–Recente)
  - Ordem Thecosomata (Terciário–Recente)
  - Ordem Gymnosomata (Recente)
  - Ordem Nudibranchia (Recente)
- Subclasse Pulmonata (Carbonífero superior–Recente)
  - Ordem Basommatophora (Jurásico Superior–Recente)
  - Ordem Stylommatophora (Carbonífero superior–Recente)

Classe Cephalopoda (Cambriano–Recente)
- Subclasse Nautiloidea (Cambriano Superior–Recente)
  - Ordem Nautiloida (Cambriano Superior–Recente)
  - Ordem Endoceratida (Cambriano Superior?,

- Ordoviciano Inferior–Siluriano)
- Ordem Actinoceratida (Cambriano Superior?, Ordoviciano Médio–Carbonífero inferior)
- Ordem Bactritida (Devoniano Inferior–Triássico Superior)
- Ordem Orthoceratida (Ordoviciano Inferior–Triássico Superior
- Subclasse Ammonoidea (Devoniano Inferior–Cretáceo Superior)
    - Ordem Anarcestida (Devoniano Inferior–Devoniano Superior)
    - Ordem Clymeniida (Devoniano)
    - Ordem Goniatitida (Devoniano Inferior–Permiano)
    - Ordem Prolecanitida (Carbonífero inferior–Triássico Inferior)
    - Ordem Ceratitida (Permiano–Triássico Superior)
    - Ordem Phyllocerida (Triássico–Cretáceo Superior)
    - Ordem Lytocerida (Triássico–Cretáceo Superior)
    - Ordem Ammonitida (Jurássico Inferior–Cretáceo Superior)
    - Ordem Ancyloceratina (Cretáceo)
- Subclasse Coleoidea (Carbonífero inferior?–Recente)
    - Ordem Bellemnoidea (Carbonífero inferior?–Cretáceo Superior)
    - Ordem Sepioidea (Terciário–Recente)
    - Ordem Teuthoidea (Jurássico–Recente)
    - Ordem Vampyromorpha (Jurássico–Recente)
    - Ordem Octopoda (Cretáceo Superior–Recente)

- Classe Rostroconchia (Cambriano–Permiano)
    - Ordem Ribeiroida (Cambriano–Siluriano?)
    - Ordem Conocardioida (Cambriano–Permiano)

- Classe Scaphopoda (Ordoviciano Médio–Recente)
    - Subclasse Dentalioida (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Siphonodentalioida (Permiano–Recente)

- Classe Bivalvia (Cambriano Inferior–Recente)
    - Subclasse Palaeotaxodonta (Cambriano Inferior–Recente)
        - Ordem Nuculoida (Cambriano Inferior–Recente)
    - Subclasse Cryptodonta (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Solemyoida (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Pteriomorphia (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Arcoida (Ordoviciano–Recente
        - Ordem Mytiloida (Devoniano–Recente)
        - Ordem Pterioida (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Palaeoheterodonta (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Modiomorphoida (Ordoviciano–Permiano)
        - Ordem Unionoida (Carbonífero–Recente)
        - Ordem Trigonoida (Devoniano–Recente)
    - Subclasse Heterodonta (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Veneroida (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Myoida (Devoniano–Recente)
        - Ordem Hippuritoida (Siluriano–Cretáceo Superior)
    - Subclasse Anomalodesmata (Ordoviciano–Recente)
        - Ordem Pholadomyoida (Ordoviciano–Recente)

Entretanto, serão tratadas, a seguir, apenas as classes com maior importância para a Paleontologia.

A. Classe Polyplacophora
(Cambriano Superior–Recente)

São formas que apresentam oito placas calcárias dispostas de tal maneira que a placa anterior recobre parcialmente a seguinte, tendo as margens recobertas em graus variáveis pelo manto, também chamado de **cinturão** (figura 22.7E). Nos quítons atuais, cada placa é constituída por quatro camadas: **perióstraco**; **tegumento**, constituído por conchiolina impregnada por carbonato de cálcio; **articulamento**, camada carbonática que se prolonga além das outras para formar duas projeções laterais que se inserem no manto, e **hipóstraco**, camada mais interna carbonática (figura 22.7D, G).

A presença ou ausência do **articulamento** é a principal característica para separação da classe em duas ordens: (a) **Paleoloricata** (Cambriano Superior–Cretáceo Superior): caracteriza-se por placas sem **articulamento** (figura 22.7C-D); (B) **Neoloricata** (Devoniano Inferior–Recente): possui placa com **articulamento** (figura 22.7F-G).

Os poliplacóforos são animais exclusivamente marinhos e bentônicos. A maioria vive em águas relativamente rasas, comuns na zona de intermaré, e alguns ocorrem em profundidades de 7 000 m. Alimentam-se de algas e plantas do substrato. As formas fósseis também são encontradas em fácies sedimentares características de ambientes próximos à costa, associadas a escarpas rochosas (Cherns, 1998; Hoare, 2001).

Os poliplacóforos surgiram durante o Cambriano Superior (Pojeta, 1985), mas seus fósseis não são comuns e encontram-se, geralmente, placas isoladas. Alguns exemplares cambrianos possuem uma classificação problemática. Foi observado que várias formas ditas pertencentes aos poliplacóforos, apresentavam múltiplas cicatrizes musculares sob as placas, feição completamente desconhecida nesse grupo (Stinchcomb & Darrough, 1995). Um gênero ainda em discussão é *Matthevia* (figura 22.7A-B) –uma forma fóssil de rochas carbonáticas cambrianas – considerado um dos poliplacóforos mais antigos por alguns autores (Pojeta *et alii*, 1987; Cherns, 1998), e tratado como um molusco *incertae sedis* por outros (Stinchcomb & Darrough, 1995).

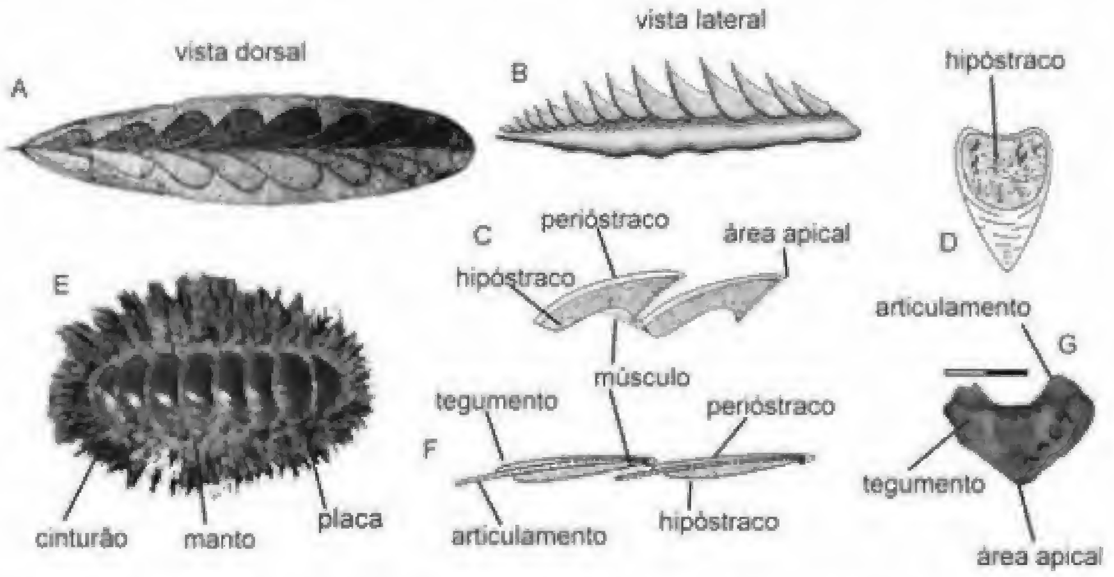


Figura 22.7 Classe Polyplacophora. (A-B) Reconstituição do poliplacóforo paleozoico *Matthevia*. (C) Vista lateral de duas placas articuladas de Paleoloricata. (D) Detalhe de uma placa (hipóstraco) de Paleoloricata. (E) *Acanthopleura spinosa*, um Neoloricata atual, mostrando as placas, manto e cinturão. (F) Vista lateral de duas placas articuladas de Neoloricata. (G) Vista dorsal de uma placa de quíton (Neoloricata), mostrando articulamento, tegumento e ápice. Baseado em Pojeta *et alii* (1987).

B. Classe Monoplacophora
(Cambriano Inferior–Recente)

Os monoplacóforos atuais apresentam concha em forma cônica lisa ou ornamentada no padrão reticular; contudo, os fósseis mostram grande diversidade de formas de conchas (figura 22.8A-H). São bilateralmente simétricas, embora algumas sejam ligeiramente assimétricas. As impressões dos músculos pediais (figura 22.8B), nas formas fósseis, podem variar de um a oito pares. As conchas são aragoníticas de microestrutura prismática, nacarada e/ou lamelar cruzada.

Os monoplacóforos foram considerados um grupo extinto por muitos anos, até espécimes vivos serem dragados do Golfo do Panamá em 1952 (Lemche, 1957).

A classe possui quatro ordens (Pojeta *et alii*, 1987): **Cyrtonellida** (Cambriano Inferior–Devoniano Médio, 50 gêneros); **Tryblidiida** (Cambriano Médio–Holoceno, 20 gêneros); **Bellerophontida**: (Cambriano Médio–Triássico Inferior, 60 gêneros); **Pelagiellida** (Cambriano Inferior?–Superior, 5 gêneros).

Para alguns autores esssa classe tem sido considerada artificial e polifilética. Algumas classificações a restringem à ordem Tryblidiida, enquanto as outras formas fósseis, principalmente as paleozoicas, estariam enquadradas em outras classes extintas. Seguindo a recomendação de Wingstrand (1985 *apud* Peel, 1991) de abandonar o termo Monoplacophora, Peel (1991) e Benton & Erwin (1993) dividem o grupo em duas classes: **Tergomya**, incluindo os gêneros das ordens Tryblidiida e Cyrtonellida (figura 22.8A-B); e **Helcionellida**, englobando formas como os gêneros *Latouchella e Yochelcionella* (figura 22.8E, H). A ordem Bellerophontida (figura 22.8C-D) é outro táxon em constante discussão. Alguns de seus gêneros seriam realmente considerados gastrópodes e outros monoplacóforos. O gênero *Protowenella* pertenceria a uma classe denominada Paragastropoda (Brock, 1998). *Pterotheca* foi um táxon considerado um belerofontídeo, porém sua inclusão no filo Mollusca tem sido questionada (Clarkson *et alii*, 1995).

Pode-se dizer que, no Brasil, monoplacóforos são encontrados em seções devonianas das bacias do Paraná, Amazonas e Parnaíba, representados por belerofontídeos dos gêneros *Plectonotus*, *Bucanella*, *Bucania*, *Ptomatis* e *Bellerophon*. São gêneros que possivelmente apresentavam hábito de vida predador ou raspador/pastador (Clarke, 1899, 1913; Kegel, 1953; Boucot *et alii*, 1986; Kotzian & Marchioro, 1991; Kotzian *et alii*, 1999; Ponciano *et alii*, 2007).

Os gêneros recentes ocorrem em águas profundas do Pacífico, Atlântico Sul e Índico. Parecem alimentar-se de detritos orgânicos sobre substrato não consolidado. Apenas uma espécie do gênero *Vema* foi encontrada fixa às rochas, em águas não tão profundas (200 m). Pouco se conhece sobre a paleoecologia dos monoplacóforos fósseis.

Os monoplacóforos fósseis são, potencialmente, úteis para datar rochas cambrianas, particularmente, aquelas que contêm poucos trilobitas (Pojeta *et alii*, 1987).

C. Classe Gastropoda

(Cambriano Inferior–Recente)

Os gastrópodes são os conhecidos caracóis, caramujos e lesmas. São os moluscos mais diversificados e abundantes. Habitam, preferencialmente, o ambiente marinho, onde a maioria é bentônica e ocupa substratos duros ou não consolidados, de natureza variada. Algumas formas, como o gênero atual *Tricolia*, vivem sobre algas flutuantes, outras podem boiar utilizando um "colchão" de bolhas como o gênero *Janthina*. Os vermetídeos vivem fixos a rochas ou carapaças de organismos e os pterópodes (opistobrânquios) participam do plâncton marinho. Muitos gastrópodes são de água doce e alguns de seus representantes são os únicos, dentre os moluscos, que conseguiram invadir o meio terrestre.

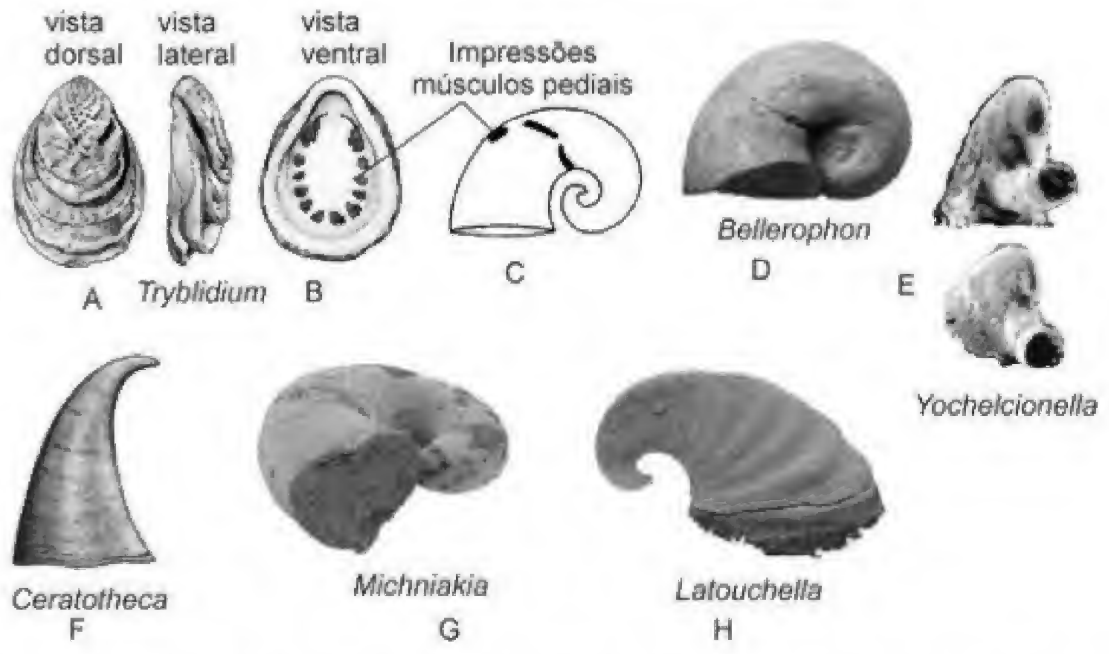


Figura 22.8 Classe Monoplacophora. (A-B) Desenho esquemático de *Tryblidium* mostrando a posição das impressões musculares. (C) Impressões musculares em *Bellerophon*. (D-H) Tipos de conchas de monoplacóforos fósseis. Baseado em Pojeta *et alii* (1987) e Gubanov *et alii* (2004).

A concha é, geralmente, espiralada, mas pode assumir outras formas. Algumas vezes, torna-se interiorizada ou pode inexistir. Entre os gastrópodes a torção é a principal feição do grupo. Esse processo ocorre durante a fase larval, quando a massa visceral sofre um giro de 180°, fazendo com que a cavidade do manto, originalmente localizada na parte posterior, passe a se posicionar anteriormente e acima da cabeça. Em vários gastrópodes atuais, a torção é nítida nas formas adultas, em outros ocorre um processo denominado **detorção**, o qual desloca a câmara palial para o lado direito do corpo. Esses processos são independentes do enrolamento da concha.

Morfologia

Nos gastrópodes, o conjunto cabeça-pé e massa visceral pode ser conectado por um pescoço mal definido. Nas formas com concha espiralada, a massa visceral acompanha esse enrolamento.

A cabeça apresenta olhos e um ou dois pares de tentáculos. Em certas formas marinhas, esta pode possuir um tubo carnoso, a **probóscide**, que aloja em sua extremidade a cavidade bucal (figura 22.10A).

Alguns gastrópodes podem apresentar um **opérculo** na parte dorsoposterior do pé para fechar a concha (figura 22.10A). A possibilidade de se alojar completamente na concha protege muitos gastrópodes do ataque de predadores e de variações bruscas das condições ambientais. O opérculo raramente fossiliza.

Nos Pulmonata, grupo adaptado ao meio terrestre, as brânquias estão ausentes e a respiração ocorre graças ao fechamento da borda do manto e à grande vascularização do teto da cavidade palial, que funciona como um pulmão.

A concha, originalmente um cone alto, pode se enrolar segundo um eixo denominado **eixo de enrolamento** ou **columelar**. O enrolamento da concha pode se dar de várias maneiras, gerando formas bastante diversificadas (figura 22.9B-G). Quando as voltas não se tocam internamente forma-se um espaço oco, chamado **umbílico** (figura 22.10D), representado por um orifício na base da concha e por essa razão, a concha é denominada **perfurada**. Quando as voltas se tocam internamente, origina-se uma estrutura sólida axial chamada de **columela** (figura 22.10C) e, então, a concha é dita **imperfurada**.

Cada enrolamento de 360° forma uma **volta**. O contato entre as voltas recebe o nome de **sutura**. A concha embrionária (**protoconcha**) corresponde às voltas mais antigas, localizadas na extremidade posterior da concha (**ápice**). O conjunto das voltas, menos a última (**volta corporal**), é denominado de **espira**.

As bordas da abertura são denominadas **peristômio**. A borda externa é chamada **lábio externo** e a interna **lábio interno** (figura 22.10B). O peristômio pode ser contínuo (**holostomado**), apresentar uma reentrância na porção anterior (**sulco sifonal**) ou alongar-se em forma de tubo (**canal sifonal**). Essas três condições representam ausência ou presença de uma extensão da cavidade do manto em forma de calha para entrada de água (**sifão inalante**) (figura 22.10A). O peristômio também pode apresentar dobras, tubérculos e dentes. Alguns gastrópodes apresentam uma fenda (**pleurotomariana**) no lábio externo, que serve para afastar a corrente exalante da cabeça (figura 22.10E-F). Com o crescimento da concha, tal fenda fecha-se progressivamente, formando uma estrutura chamada **selenizona**. Em poucos gastrópodes, a corrente exalante sai através de uma série de perfurações (figura 22.9A, D).

A composição da concha é aragonítica e sua ornamentação é variável. As linhas de crescimento marcam cada acréscimo na concha. O crescimento não é contínuo e, em muitas espécies, os períodos de não crescimento são representados por espessamentos do lábio externo, que se refletem na ornamentação sob a forma de **varizes** (figura 22.10B).

Classificação

A classificação dos gastrópodes, principalmente de suas subclasses e ordens, baseia-se na anatomia das formas atuais. A denominação de tais *taxa* origina-se de aspectos associados à cavidade do manto, aos sistemas circulatório, respiratório e nervoso e à rádula.

Estudos recentes mostram a formação de clados que poderão modificar a classificação aqui adotada. Gastrópodes pateliformes da ordem Archaeogastropoda passam a pertencer ao clado Patellogastropoda; as famílias Haliotidae, Fissureliidae e Trochidae integram o clado Vetigastropoda; as ordens Mesogastropoda e Neogastropoda são reunidas no clado Caenogastropoda; as subclasses Opistobranchia e Pulmonata são inseridas no clado Heterobranchia (baseado em Bieler, 1992; Tracey *et alii*, 1993; Colgan *et alii*, 1999; 2007; veja também atualizações constantes em http://www.tolweb.org).

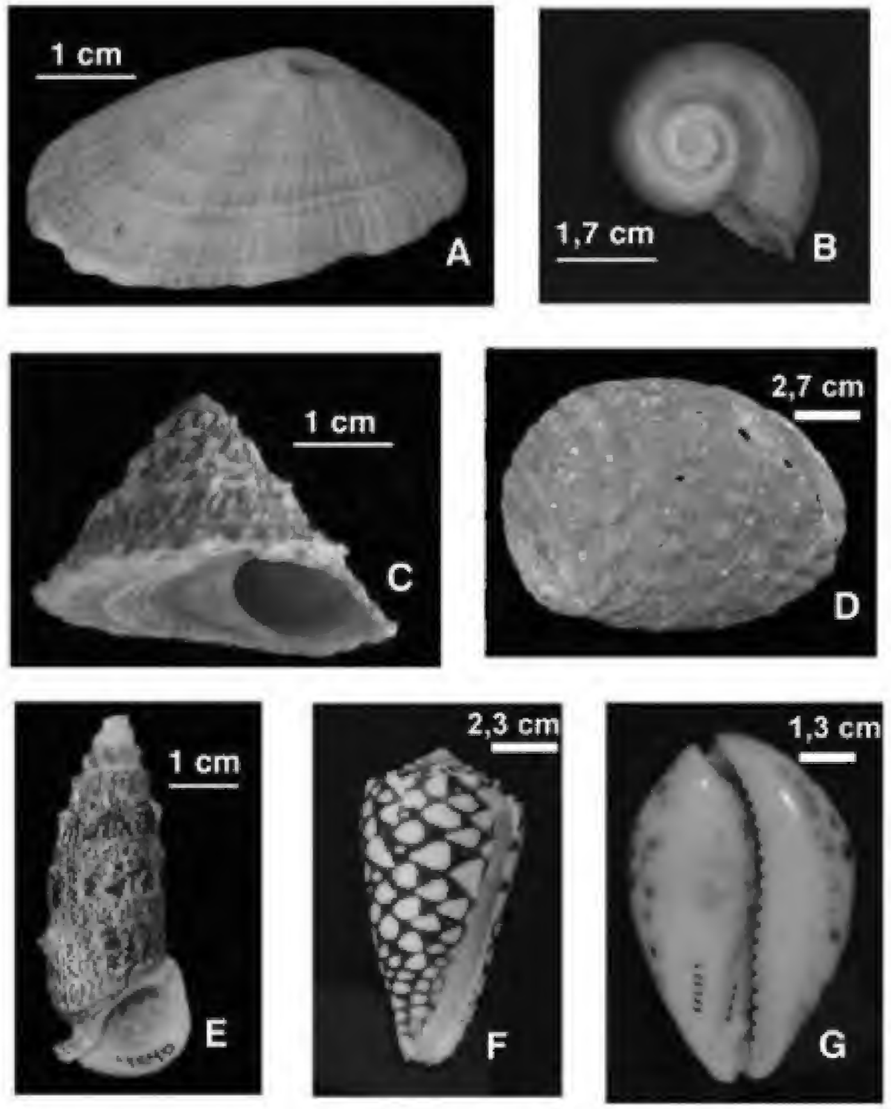

1 cm
A
1,7 cm
B
1 cm
C
2,7 cm
D
1 cm
E
2,3 cm
F
1,3 cm
G

Figura 22.9 Tipos de conchas de gastrópodes. (A) Cônica ou pateliforme (*Diodora*). (B) Planoespiralada (*Marisa*). (C) Helicoidal com espira alta (*Astraea*). (D) com enrolamento helicoidal incipiente (*Haliotis*). (E) Helicoidal com espira alta (*Cerithium*). (F) Helicoidal com espira baixa (*Conus*). (G) Convoluta (*Cypraea*).

Subclasse Prosobranchia
(Cambriano Inferior–Recente)

Gastrópodes com conchas helicoidais ou em forma de cone; torção nítida; cavidade do manto e brânquias localizadas na região anterior. Geralmente dioicos. Opérculo comumente presente. Maioria marinha. Quase 4 500 gêneros fósseis e viventes (figura 22.9A, C-G).

Ordem Archaeogastropoda
(Cambriano Inferior–Recente)

Prosobrânquios com conchas geralmente pateliformes (cônicas), turbiniformes ou com espira baixa (helicoidal) (figura 22.9A, C, D), com camada nacarada; orifícios, fendas pleurotomarianas e selenizona (corrente exalante) presentes nas formas mais primitivas; peristômio holostomado (sifão inalante ausente); brânquia(s) bipectinada(s), com a direita geralmente perdida. Dioicos. Quase 1 300 gêneros.

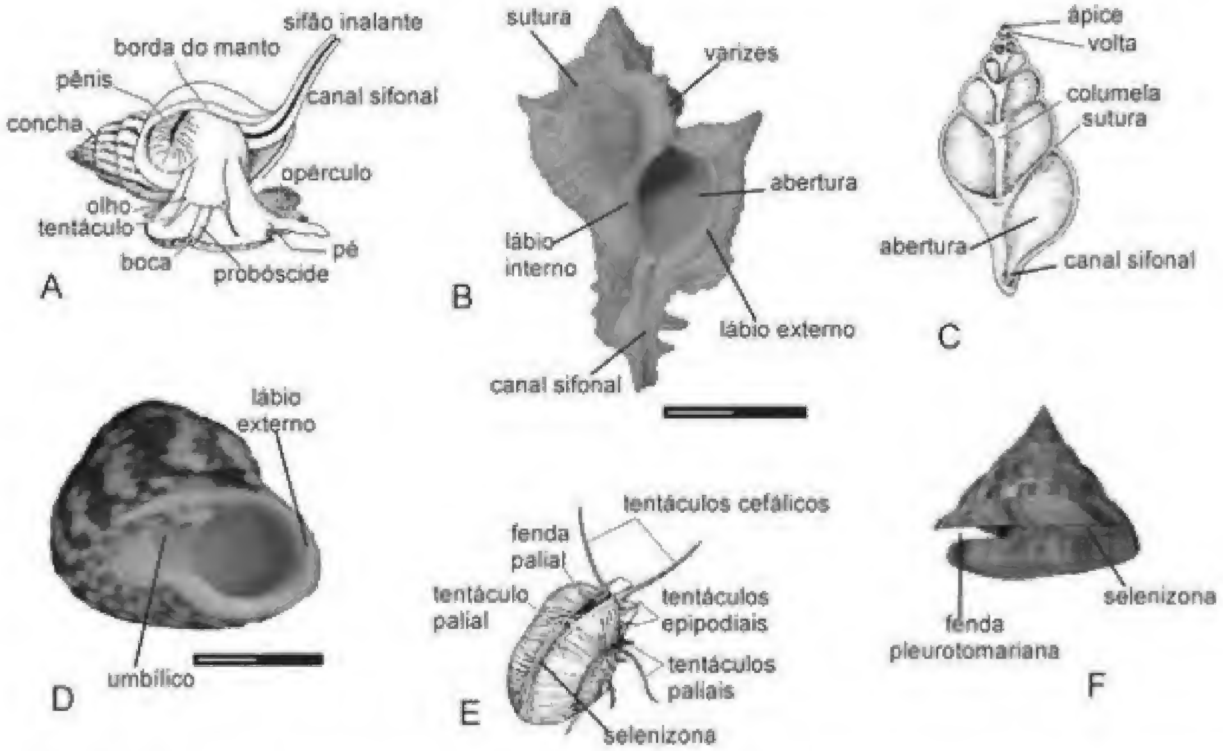

sifão inalante
borda do manto
pênis
canal sifonal
concha
opérculo
olho
tentáculo
pé
boca
probóscide
A
sutura
varizes
abertura
lábio interno
lábio externo
canal sifonal
B
ápice
volta
columela
sutura
abertura
canal sifonal
C
lábio externo
umbílico
D
tentáculos cefálicos
fenda palial
tentáculo palial
tentáculos epipodiais
tentáculos paliais
selenizona
E
selenizona
fenda pleurotomariana
F

Figura 22.10 Classe Gastropoda. (A) Principais feições morfológicas de um gastrópode típico. (B) Concha de *Murex* sp., mostrando ornamentação. (C) Concha com parte das voltas removidas, mostrando a columela. (D) Concha de *Tegula patagonica*, mostrando umbílico. (E) Esquema de um gastrópode pleurotomatoide, mostrando a selenizona. (F) *Perotrochus atlanticus*, mostrando fenda pleurotomariana e selenizona. Escala = 2 cm. Adaptado de Shroch & Twenhofel (1953) e Brusca & Brusca (2007).

Os Archaeogastropoda são abundantes em rochas devonianas e carboníferas da Bacia do Amazonas (Clarke, 1899; Mendes, 1966) e devonianas das bacias do Parnaíba e do Paraná (Clarke, 1913; Kegel, 1953; Kotzian & Marchioro, 1991). Também ocorrem em rochas mesozoicas e cenozoicas do Brasil, como, por exemplo, os gêneros *Otostoma*, nas formações cretáceas Gramame, (Bacia de Pernambuco-Paraíba; Muniz, 1993) e Jandaíra (Bacia Potiguar; Cassab, 2003) e *Diodora*, em rochas miocênicas da Formação Pirabas (Bacia Bragança-Vizeu; Maury, 1924). Cassab (2003) cita diversos gêneros de prosobrânquios para a Formação Jandaíra, Bacia Potiguar.

Ordem Mesogastropoda
(Ordoviciano Médio–Recente)

Prosobrânquios com conchas geralmente cone-espiraladas, frequentemente com uma reentrância sifonal, sem selenizona, sem camada nacarada; única brânquia monopectinada esquerda; dioicos. Quase 2 000 gêneros.

Os Mesogastropoda são abundantes em rochas cretáceas e miocênicas do Brasil. Muniz (1993) descreveu várias espécies pertencentes a gêneros como *Turritela* e *Cerithium* para a Formação Gramame. Cassab (2003) cita diversos gêneros de mesogastrópodes para a Formação Jandaíra (Bacia Potiguar, Cretáceo Superior). *Strombus* e

Orthaulax são assinalados na Formação Pirabas (Ferreira & Cunha, 1957; Ferreira, 1967). Numerosos representantes desse grupo, como *Ampullarius* e *Pyrgophorus* ocorrem na Formação Solimões, Terciário Superior, da Bacia do Acre (Costa, 1981; Wesselingh *et alii*, 2006). Na Formação Touro Passo (Pleistoceno–Holoceno do Rio Grande do Sul) são registrados os gêneros dulciaquícolas *Heleobia* e *Potamolithus* (Erthal, 2007).

Ordem Neogastropoda
(Cretáceo–Recente)

Prosobrânquios com conchas helicoidais ou conespiraladas, com reentrância ou canal sifonal (sifão inalante bem desenvolvido; figura 22.9E-G) sem camada nacarada; única brânquia monopectinada, esquerda; probóscide presente; dioicos. Apresenta quase 1 200 gêneros.

Nas rochas miocênicas da Formação Pirabas ocorre o maior número de espécies dessa ordem (Simone & Mezzalira, 1994), como, por exemplo, os gêneros *Murex* e *Conus* (figura 22.11D). O gênero *Tylostoma* aparece nas rochas cretáceas das bacias de Sergipe-Alagoas e Potiguar (Magalhães & Mezzalira, 1953; Cassab, 2003; figura 22.11A).

Subclasse Opistobranchia
(Carbonífero inferior–Recente)

Gastrópodes com concha reduzida, quase sempre interna, ou ausente; opérculo geralmente ausente; vários graus de detorção; sem brânquias ou com uma brânquia reduzida; hermafroditas. Marinhos. Quase 800 gêneros.

Trochactaeon ocorre em rochas do Cretáceo das bacias Potiguar e Pernambuco-Paraíba (Magalhães & Mezzalira, 1953; Cassab, 2003). Pterópodes como *Clio*, *Limacina* e *Cavolina* são encontrados em sedimentos cenozoicos da margem continental brasileira (Vicalvi, 1986) e do Atlântico Sul Ocidental (Spoel & Boltovskoy, 1981).

Subclasse Pulmonata
(Carbonífero superior–Recente)

Gastrópodes com vários graus de detorção. Concha helicoidal comumente presente, algumas vezes reduzida e embebida no manto, com peristômio holostomado; brânquias ausentes e cavidade do manto transformada em pulmão; hermafroditas. Principalmente terrestres e de água doce. Quase 2 500 gêneros (figuras 22.9B; 22.11E).

Physa é registrada em rochas do Grupo Bauru, Cretáceo (Mezzalira, 1974) e *Lymnaea* e *Biomphalaria* ocorrem na Formação Tremembé, Oligoceno Superior–Eoceno, do Estado de São Paulo (Mezzalira, 1989). *Itaborhaia lamegoi* e *Brasilennea arethusae* estão entre as 17 espécies de pulmonados registrados para as camadas paleocênicas da Formação Itaboraí (Palma & Brito, 1974; Bergqvist *et alii*, 2006).

Aplicações

Os gastrópodes fósseis podem ser utilizados para reconstituições paleoambientais, tróficas e evolutivas e para zoneamentos bioestratigráficos.

A aplicação paleoecológica/paleoambiental dos gastrópodes é mais facilitada nas camadas cenozoicas. Em geral, conchas com espira baixa, pateliformes ou trocoides (helicoidal baixa) ocupam substratos rochosos e suportam ambientes batidos por ondas. Já, as de espira longa nem sempre toleram águas agitadas. Algumas tem capacidade para se enterrar no sedimento. Formas com fenda ou canal sifonal inalante possuem sifão e podem viver enterradas em substratos não consolidados.

A maior diversidade de formas de conchas pode ser melhor apreciada em associações características de substratos lamosos e arenosos ou mesmo de recifes de plataforma, do que nas de sedimentos da faixa intermaré e costões. A ornamentação das espécies desses últimos hábitats tende a ser nodosa, enquanto que a das formas de plataformas apresentam ornamentação mais delicada, como espinhos longos ou costelas radiais (Vermeij, 1978).

Os pterópodes com concha são planctônicos e formam vasas nos fundos oceânicos. Como as espécies atuais são estenoalinas e estenotermas, a alternância das assembleias encontradas em sedimentos marinhos, reflete variações climáticas e hidrológicas durante os

períodos deposicionais, fornecendo dados importantes para pesquisas paleoecológicas, páleo-hidrológicas e paleobatimétricas (Herman, 1981).

A maioria dos gastrópodes é herbívora. Alguns são saprófagos ou predadores de equinóides, bivälvios, gastrópodes ou vermes marinhos. A predação de alguns invertebrados por gastrópodes pode deixar alguma marca. A mais comum é uma perfuração arredondada. Esta relação trófica tem seu registro mais antigo no Cambriano Superior (Miller & Sundberg, 1984). No Brasil, evidências de predação por gastrópodes podem ser observadas em bivalvios do Devoniano da Bacia do Amazonas (Machado, 1991).

Bivalvios (em conjunto com braquiópodes) do litoral de São Paulo registram furos de predação por gastrópodes (murecídeos e naticídeos) em baixa intensidade, semelhante com o que é registrado para o Permiano (uma característica reproduzida durante o Mesozoico, permitindo concluir que trata-se de um padrão estabelecido desde o final do Paleozoico (Kowalewski & Kelley, 2002; Simões *et alii*, 2007).

Eldredge & Gould (1972), estudando a filogenia do gastrópode pulmonado *Poecilozonites bermudensis*, encontraram uma das principais evidências para a proposição da teoria dos "Equilíbrios Pontuados" (figura 22.12).

Muitos gastrópodes possuem as características necessárias para ajudar na bioestratigrafia, porém seu potencial ainda não foi totalmente utilizado (Sohl, 1985). Os turritelídeos têm fornecido zonas de correlação regional para rochas mesozoicas (Sohl, 1977). Entretanto, por serem os gastrópodes predominantemente bentônicos, têm distribuição geográfica restrita e, dessa maneira, só podem ser utilizados, efetivamente, para correlações entre áreas próximas. Os pterópodes foram utilizados em zoneamentos biogeográficos da costa Leste da América do Sul (Spoel & Boltovskoy, 1981) e bioestratigráficos na margem continental N-NE do Brasil (Vicalvi, 1986).

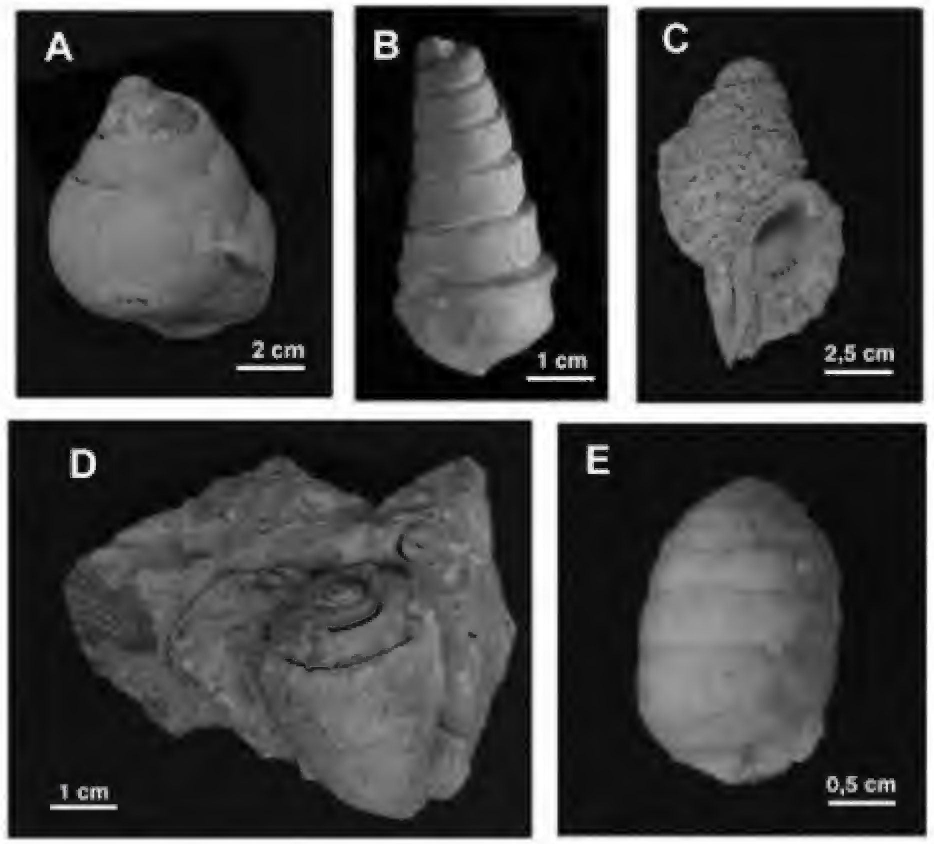


Figura 22.11 Alguns representantes de gastrópodes fósseis no Brasil. (A) *Tylostoma* sp. (Formação Jandaíra, Cretáceo), Sergipe. (B) *Serratocerithium buarquianum* (Formação Maria Farinha, Paleoceno). (C) *Cymathium brasilianum* (Pleistoceno, Estado de Santa Catarina). (D) *Conus conditorius* (Formação Pirabas, Mioceno). (E) *Brasilennea arethusae* (Bacia de Itaboraí, Paleoceno).

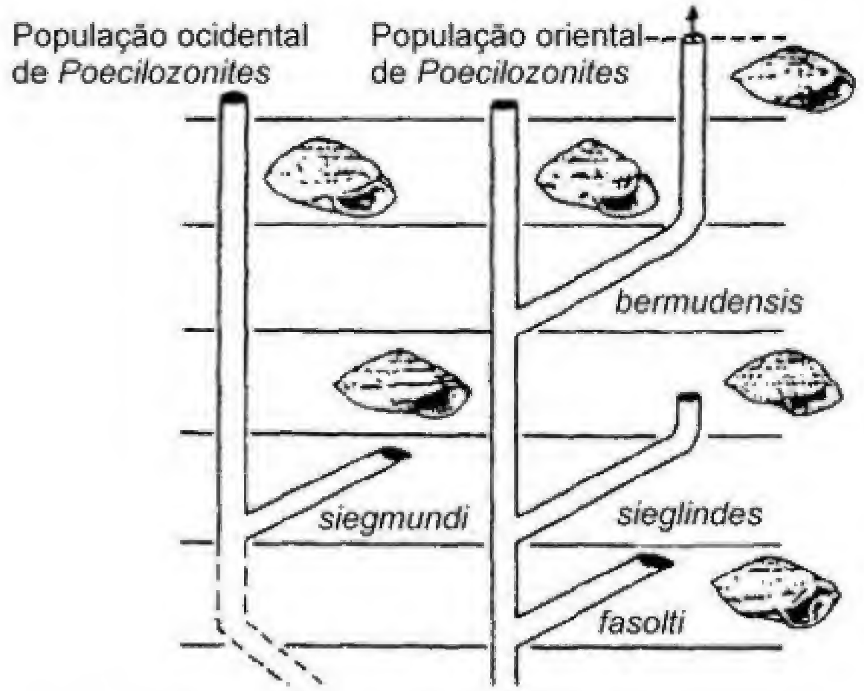

População ocidental de *Poecilozonites*
População oriental de *Poecilozonites*
bermudensis
siegmundi
sieglindes
fasolti

Figura 22.12 Evolução de *Poecilozonites zonatus*, mostrando as mudanças populacionais através do Pleistoceno das Bermudas, onde apenas uma subespécie vive atualmente. Adaptado de Eldredge & Gould, 1972.

D. Classe Cephalopoda
(Cambriano–Recente)

Os cefalópodes foram extremamente abundantes no Paleozoico e Mesozoico. Até o momento, cerca de 7 500 espécies fósseis são conhecidas, em contraste com, aproximadamente, 650 espécies recentes, demonstrando que o grupo está em franco declínio. São moluscos exclusivamente marinhos e, entre os representantes atuais, estão os gêneros *Nautilus*, *Sepia*, *Spirula*, e lulas e polvos (figura 22.13).

Aparentemente, a morfologia de um polvo ou de uma lula pouco assemelha-se a de outras classes de moluscos, mostrando uma organização estrutural mais complexa, adaptada a hábitos mais ativos. São predadores e capazes de nadar e alcançar grandes velocidades. Possuem notável cefalização e olhos bem desenvolvidos. Em certos casos, os olhos são considerados análogos aos dos vertebrados. São os moluscos que alcançam os maiores tamanhos. Conchas do gênero fóssil *Pachidiscus* podem medir cerca de 2,5 m de diâmetro.

As principais características da classe (figura 22.14-A-B) são a coroa de braços ou tentáculos que circunda a região cefálica, o hiponômio ou sifão e os septos calcários, dividindo o interior da concha em várias câmaras.

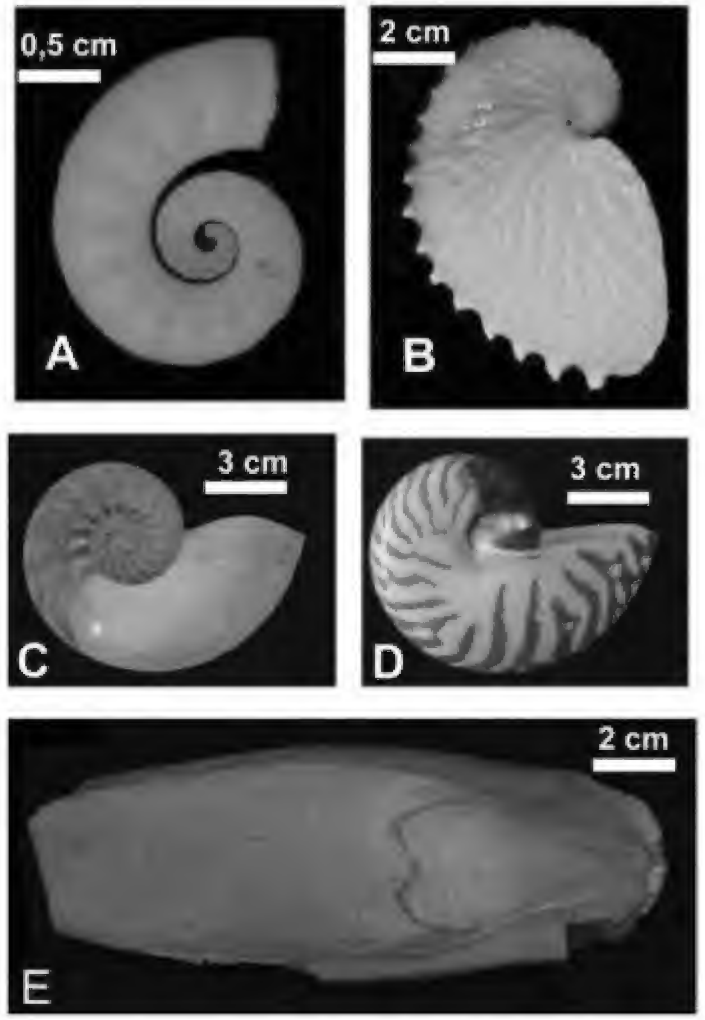


Figura 22.13 Conchas de cefalópodes. (A) Concha interna de *Spirula* (Coleoidea). (B) Cápsula de ovos de *Argonauta* (Coleoidea). (C-D) Concha de *Nautilus* (Coleoidea) em corte no plano sagital (C). (E) Concha interna ("osso de siba") de *Sepia* (Coleoidea).

Conchas externas e bem desenvolvidas foram muito comuns no passado geológico, particularmente nos extintos Ammonoidea, embora cefalópodes do Paleozoico, em excelente estado de preservação, demonstrem que o grupo também possuía concha interna (Clarkson, 1986). Entretanto, o registro fóssil da classe parece mostrar uma tendência à interiorização, redução ou perda da concha. Esse fenômeno deve estar vinculado à redução de peso e à aquisição de um formato hidrodinâmico, adaptados para o hábito natatório. Atualmente, apenas o gênero *Nautilus* possui concha externa (figura 22.13D) e muitas das interpretações sobre o modo de vida das formas fósseis, baseiam-se nos estudos morfofuncionais desse organismo.

Os cefalópodes, e mais especialmente os amonoides, são muito importantes para a Paleontologia. A grande diversidade de formas e a rápida diferenciação de várias linhagens os tornam extremamente úteis em estudos bioestratigráficos.

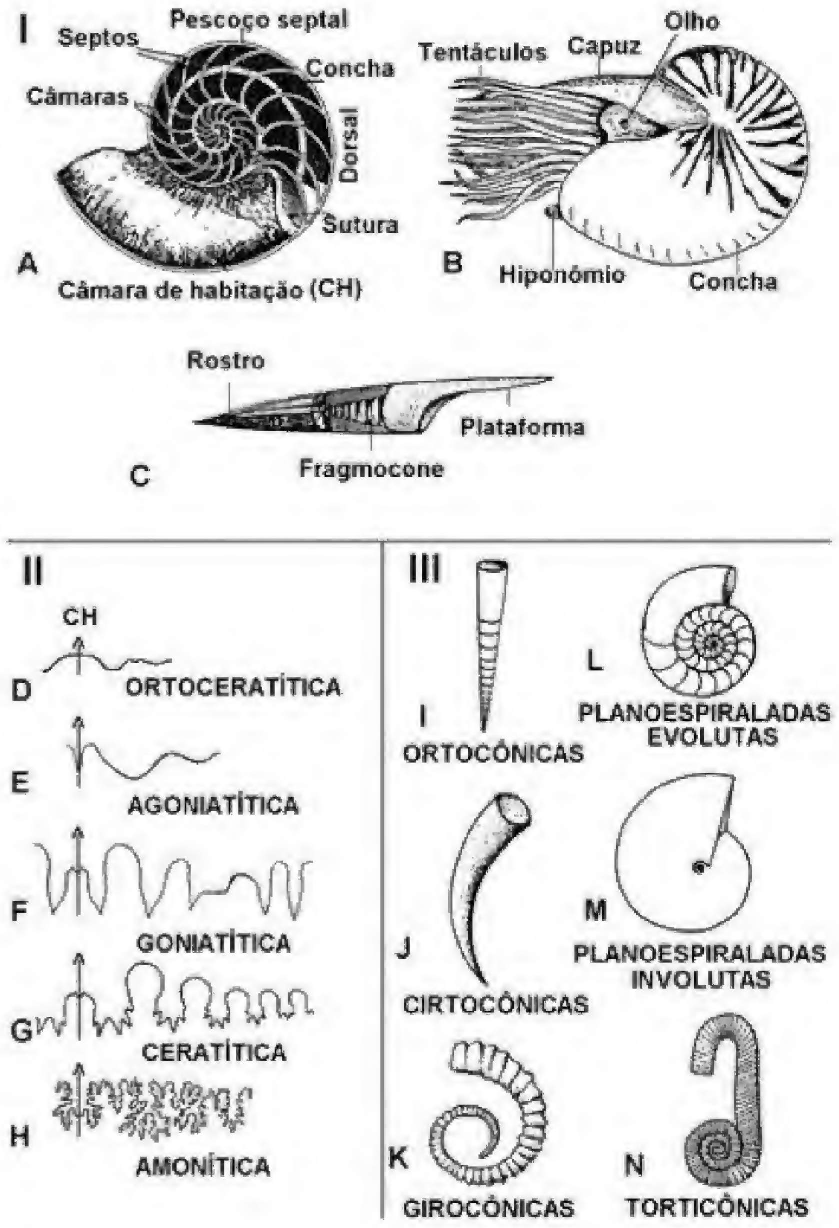


Figura 22.14 Classe Cephalopoda. Quadro I – (A, B) Aspectos morfológicos de um *Nautilus*. (C) Aspectos morfológicos da concha de um Coleoide. Quadro II – (D-H) Tipos de suturas. Quadro III – (I-N) Tipos de concha. Baseado em Shrock & Twenhofel (1953); Camacho (1979) e Nield & Tucker, (1985).

Morfologia

O corpo é composto de cabeça, circundada por uma coroa de numerosos braços, hiponômio e massa visceral (figura 22.14B). A cabeça é grande, alojando um cérebro bem desenvolvido e um par de olhos. Algumas formas apresentam braços longos chamados de **tentáculos**. No centro deste conjunto, localiza-se a boca com rádula e um par de mandíbulas córneas.

O hiponômio projeta-se por uma sinuosidade pouco pronunciada, o **sinus hiponômico**, localizada na margem ventral da concha. O hiponômio expele fortes jatos d'água, fazendo os cefalópodes nadarem por **jato propulsão**.

O manto é responsável pela produção da concha e de seus septos, ambos de composição aragonítica. Os septos são produzidos durante o crescimento do organismo. O animal ocupa somente a última câmara da concha, denominada de **câmara de habitação** (figuras 22.13C; 22.14A).

O **sifúnculo** é um cordão de tecido ricamente vascularizado e impregnado por carbonato de cálcio, que percorre o interior da concha, atravessando seus septos através de orifícios com prolongamentos calcificados, tubulares e curtos, chamados de **pescoço** ou **colar septal** (figura 22.14A). Este último pode ser voltado para a câmara de habitação (**procoanado**), ou para o ápice (**retrocoanado**). O sifúnculo é responsável pela alteração do peso específico dos *Nautilus*, i.é, de sua flutuabilidade, permitindo a subida e descida do animal na coluna d'água.

A ornamentação externa da concha é bastante variada. Sua abertura, algumas vezes, apresenta espinhos ou aurículas. A concha dos cefalópodes pode apresentar dimorfismo sexual, provocando problemas de classificação.

Os principais tipos de concha são (figura 22.14I-N): retas (**ortocônicas**); ligeiramente recurvadas (**cirtocônicas**); planoespiraladas onde as espiras não se tocam (**girocônicas**); planoespiraladas onde todas as voltas são visíveis (**planoespiraladas evolutas**); planoespiraladas onde apenas a última volta aparece (**planoespiraladas involuta**); helicoidal (**trocoespiraladas**) ou uma combinação de vários tipos (**torticônicas**). As ortocônicas e cirtocônicas podem ser bastante alongadas (**longicones**) ou curtas e globosas (**brevicones**).

A orientação básica da concha dos cefalópodes é determinada da seguinte forma: a abertura corresponde à região anterior; o ápice, à posterior; o sino hiponômico, à ventral e a margem oposta a este último, à dorsal (figura 22.14B). A concha pode ter a curvatura ou o enrolamento, com a margem ventral voltada para baixo, dita **exogástrica**, ou de forma inversa, chamada **endogástrica**.

O local de interseção dos septos com o interior da concha, observado apenas internamente, é chamado de **linha de sutura** (figura 22.14A). O tipo de sutura é um elemento importante na classificação dos cefalópodes. Para estudá-lo, deve-se projetar seu traçado em um plano (figuras 22.14D-H). As inflexões das suturas dirigidas para o ápice são chamadas **lobos** e aquelas dirigidas para a abertura, são chamadas **selas**.

Existem cinco tipos principais de suturas (Pojeta *et alii*, 1987) (figuras 22.15A-E):

- **Ortoceratítica:** caracterizada por ser retilínea.
- **Agoniatítica**: com poucos lobos e selas indivisas.
- **Goniatítica**: com lobos e selas formando uma linha em *zig-zag*, com ângulos bem marcados.
- **Ceratítica**: apresenta lobos serrilhados, mas as selas são lisas.
- **Amonítica**: com lobos e selas extremamente elaborados.

As conchas internas mais antigas são as dos extintos Belemnoida. Eram constituídas por um **cone** de paredes espessas, principalmente no ápice (**rostro**). No interior, encontrava-se a parte septada, denominada **fragmocone**, e a câmara de habitação, com a projeção de um **escudo** ou **plataforma** na margem anterodorsal (figuras 22.14C; 22.16A, B).

Supõe-se que a partir de modificações na concha dos "*Belemnites*" evoluíram quatro linhagens de cefalópodes, envolvendo a redução de tamanho e peso da concha, que deram origem às formas atuais de concha interna (figura 22.16A). Informações sobre filogenia de coleoides (com base em dados moleculares de DNA) podem ser encontradas em Bonnaud *et alii* (1997) e Strugnell & Nishiguchi (2007).

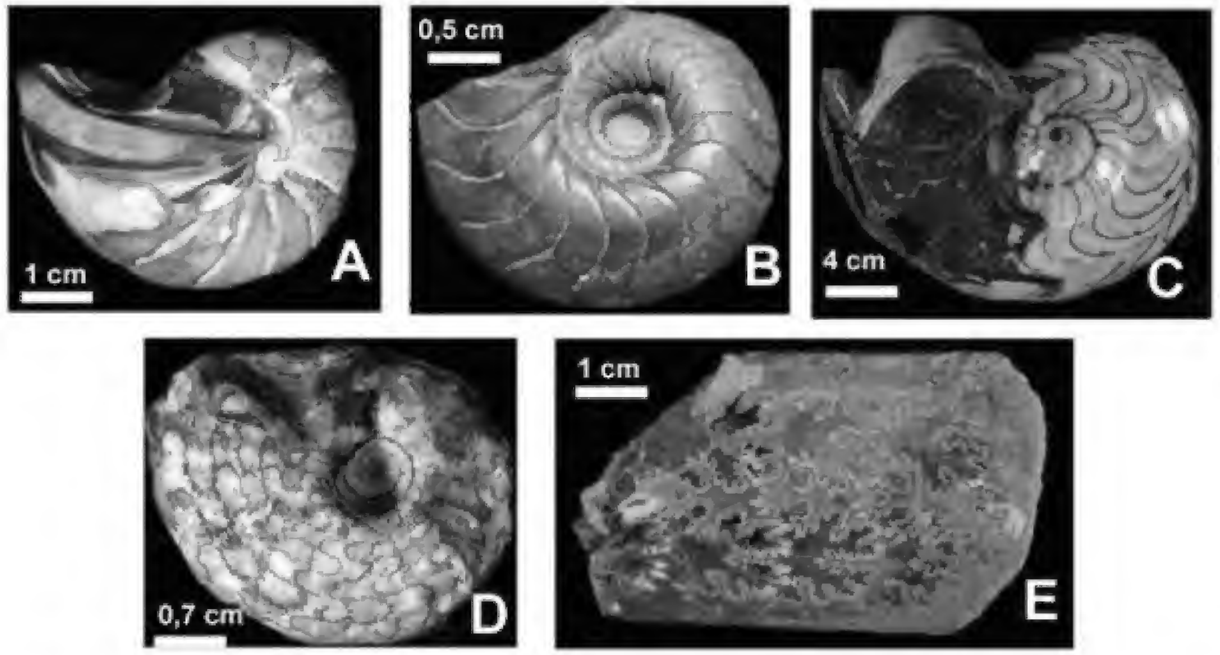

1 cm
A
0,5 cm
B
4 cm
C
0,7 cm
D
1 cm
E

Figura 22.15 Tipos de sutura. (A) Ortoceratítica (em *Eutrephoceras*). (B) Agoniatítica (em *Agoniatites*). (C) Goniatítica (em *Goniatites*). (D) Ceratítica (em *Beyrichites*). (E) Amonítica (em *Baculites*).

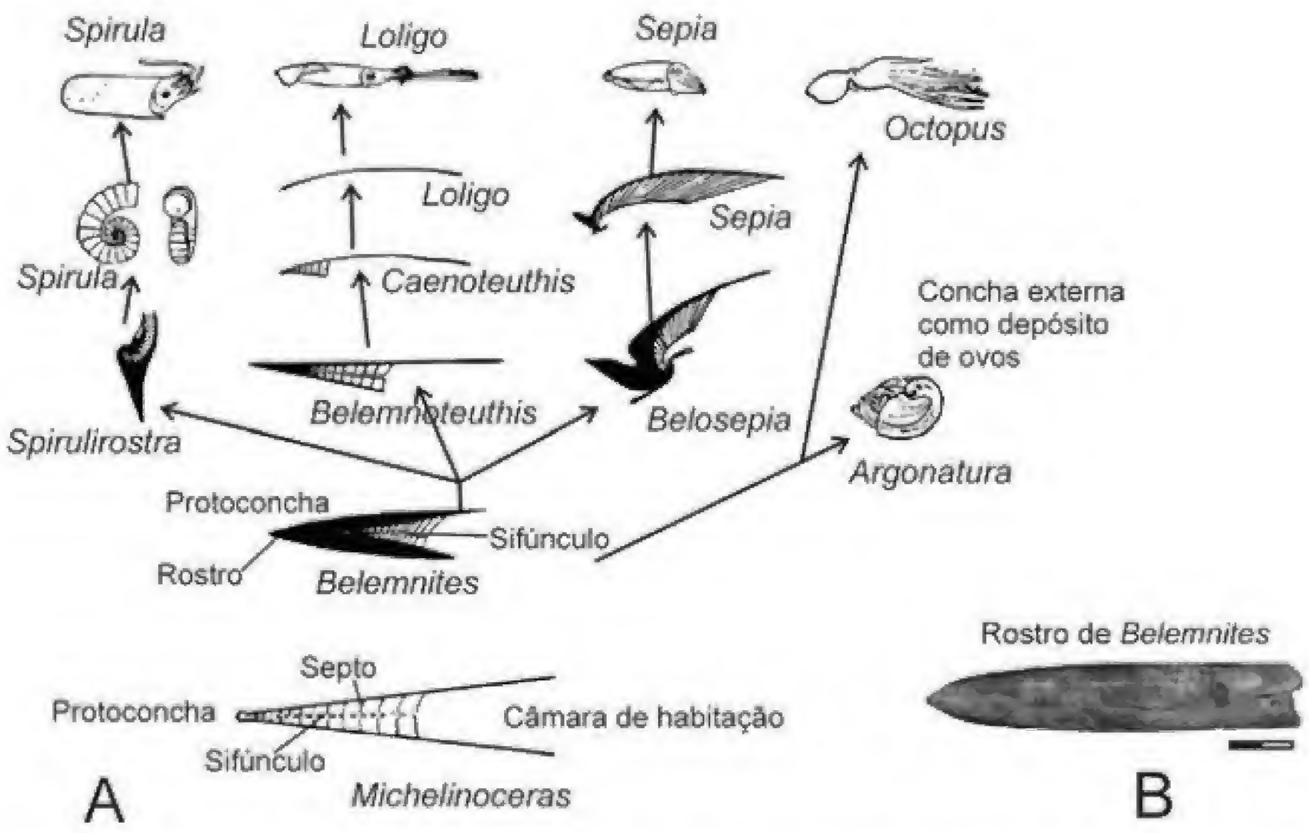

Spirula
Loligo
Sepia
Octopus
Loligo
Sepia
Spirula
Caenoteuthis
Concha externa como depósito de ovos
Belemnoteuthis
Belosepia
Spirulirostra
Argonatura
Protoconcha
Sifúnculo
Rostro
Belemnites
Rostro de Belemnites
Septo
Protoconcha
Câmara de habitação
Sifúnculo
A
Michelinoceras
B

Figura 22.16 Classe Cephalopoda. (A) Evolução dos cefalópodes coleoides (adaptado de Shrock & Twenhoefel, 1953). (B) Fóssil de rostro de Belemnoidea (Jurássico Superior, Alemanha). Escala = 2 cm.

Classificação

Basicamente, os cefalópodes estão agrupados em subclasses que levam em consideração a presença ou ausência da concha, o tipo de sutura que estas apresentam e outras características.

Os principais grupos de cefalópodes podem ser caracterizados, resumidamente em três subclasses: **Nautiloidea**, **Ammonoidea** e **Coleoidea**. Alguns autores (King, 1993) aceitam a inclusão de três outras no grupo, **Endoceratoidea**, **Actinoceratoidea** e **Bactrioidea**, por vezes esta última é tratada na sublasse **Ammonoidea** (Clarkson, 1986; Pojeta & Gordon Jr., 1987). Aqui, todas são atribuídas à subclasse **Nautiloidea**.

Subclasse Nautiloidea

(Cambriano–Recente)

Concha externa reta ou enrolada, septos simples e sutura ortoceratítica e agoniatítica, tentáculos sem ventosas, dois pares de brânquias (figura 22.17A).

Os gêneros *Spyroceras* e *Orthoceras* ocorrem em estratos silurianos (Formação Trombetas) e devonianos das bacias do Amazonas e do Paraná (Ferreira & Cassab, 1996). *Cimomia* e *Hercoglossa* são assinalados na Formação Maria Farinha, Paleoceno da Bacia Pernambuco-Paraíba (Muniz, 1993) e *Aturia*, no Mioceno da Bacia Bragança-Vizeu (Oliveira, 1958).

Subclasse Ammonoidea

(Devoniano–Cretáceo)

Concha externa enrolada a ligeiramente curva, septos e suturas goniatíticas, ceratíticas e amoníticas (figura 22.17B).

É a subclasse melhor representada nas rochas do Cretáceo do Brasil. Os gêneros *Pachydiscus*, *Baculites*, *Sphenodiscus*, *Puzozia*, *Burroceras*, *Euomphaloceras*, *Vascoceras* e *Watinoceras* são registrados nas camadas cretáceas das bacias de Sergipe-Alagoas, Pernambuco-Paraíba e Potiguar. A grande maioria das espécies destes gêneros é proveniente da Formação Cotinguiba, Cretáceo da Bacia Sergipe-Alagoas (Simone & Mezzalira, 1994; Gale *et alii*, 2005).

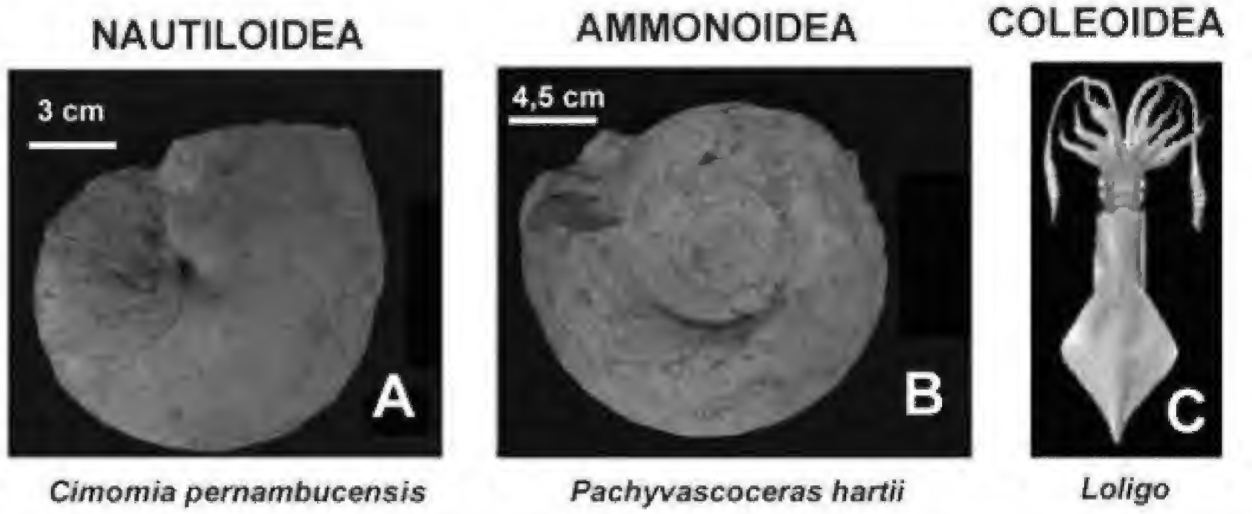

NAUTILOIDEA
AMMONOIDEA
COLEOIDEA
3 cm
A
4,5 cm
B
C
Cimomia pernambucensis
Pachyvascoceras hartii
Loligo

Figura 22.17 Representantes das subclasses de Cephalopoda no Brasil. (A) Molde interno da concha de *Cimomia pernambucensis*, um Nautiloidea fóssil. (B) Molde interno da concha de *Pachyvascoceras hartii*, um Ammonoidea fóssil. (C) a lula *Loligo*, um Coleoidea atual.

Subclasse Coleoidea
(Carbonífero inferior?–Recente)

Concha interna ou sem concha, tentáculos com ventosas, um par de brânquias (figura 22.17C).

Aplicações

Atualmente, o grupo é restrito ao ambiente marinho de salinidade normal e o registro fóssil confirma que, no passado, esses moluscos ocupavam o mesmo tipo de hábitat.

Os representantes do gênero *Nautilus* não podem viver abaixo dos 500 m, como os Coleoidea, pois sua concha colapsa quando colocada em maiores profundidades. Algumas características morfológicas podem indicar a profundidade que habitavam alguns amonoides (Ward & Westermann, 1985).

O uso das associações de cefalópodes para indicar batimetria deve ser cauteloso, pois é provável que suas conchas possam flutuar depois da morte do animal, tal como hoje se observa com *Spirula*, acumulando-se em locais que não são o seu hábitat natural (Ward & Westermann, 1985). Porém, devido à capacidade de percorrer, em vida ou pós-morte, quase toda a extensão dos antigos oceanos, esses organismos têm axiliado nas reconstruções paleogeográficas (Muniz & Bengston, 1986).

Dentre os moluscos, a subclasse Ammonoidea é a que possui maior importância bioestratigráfica e oferece ótimos fósseis-guia. Suas várias ordens, tais como Anarcestida, Clymeniida, Goniatitida, Prolecanitida, Ceratitida, Phylloceratida, Lytoceratida, Ammonitida e Ancyloceratina são restritas a certos intervalos temporais, e, por conseguinte, utilizadas para zoneamentos bioestratigráficos.

No Brasil, várias biozonas foram criadas para o Cretáceo Superior das bacias marginais brasileiras. A bioestratigrafia mais conhecida (figura 22.18) foi elaborada para o Cretáceo Superior da Bacia Sergipe-Alagoas (Bengtson, 1983, Koutsoukos & Bengtson, 1993; veja mais referências em Walter *et alii*, 2005).

E. Classe Rostroconchia
(Cambriano–Permiano)

A classe Rostroconchia é um grupo extinto de moluscos (Pojeta & Runnegar, 1976; Runnegar, 1978). Viveram do Cambriano ao Permiano. O grupo caracteriza-se por possuir uma concha pseudobivalve (figura 22.1E), pois o bico que reúne as suas duas partes é uma peça única. As margens da concha não se tocam, totalmente, na região ventral, existindo fendas com extensões variáveis. A superfície pode ser ornamentada por escultura concêntrica e radial.

Os rostrocônquios compreendem basicamente duas ordens: os **Ribeirioida** (Cambriano–Siluriano?) com conchas possuindo uma fenda ventral bem desenvolvida e uma ou duas cristas internas, anterodorsal ou nos dois lados da concha (**pegmas**), que se originam no bico (figura 22.19A); alguns representantes podem apresentar um rostro posterior. Os **Conocardioida** (Cambriano–Permiano) apresentam conchas com aberturas formadas a partir do fechamento parcial das margens ventrais que não se tocam ao longo de toda, ou parte, de sua extensão. Em certas formas, a abertura anterior é grande e a posterior localiza-se na extremidade de um rostro estreito e tubular (figura 22.19B). Em outras, a margem ventral pode estar completamente obliterada. Nos Conocardioida, a região de maior convexidade é chamada de umbo (figura 22.19B). Formas primitivas dessa ordem também podem apresentar pegma.

Diferenças entre essas duas ordens também são observadas nas impressões musculares. Nos ribeirióideos, a musculatura pedial localiza-se próximo ao bico, assumindo posição mediana anteroposterior (figura 22.19A); a linha palial raramente é observada. Nos conocardióideos, a musculatura é lateral (figura 22.19B); a linha palial comumente está presente e, algumas vezes, apresenta um tipo de **sinus palial**, que diferentemente dos bivalvios, localiza-se na região anterior.

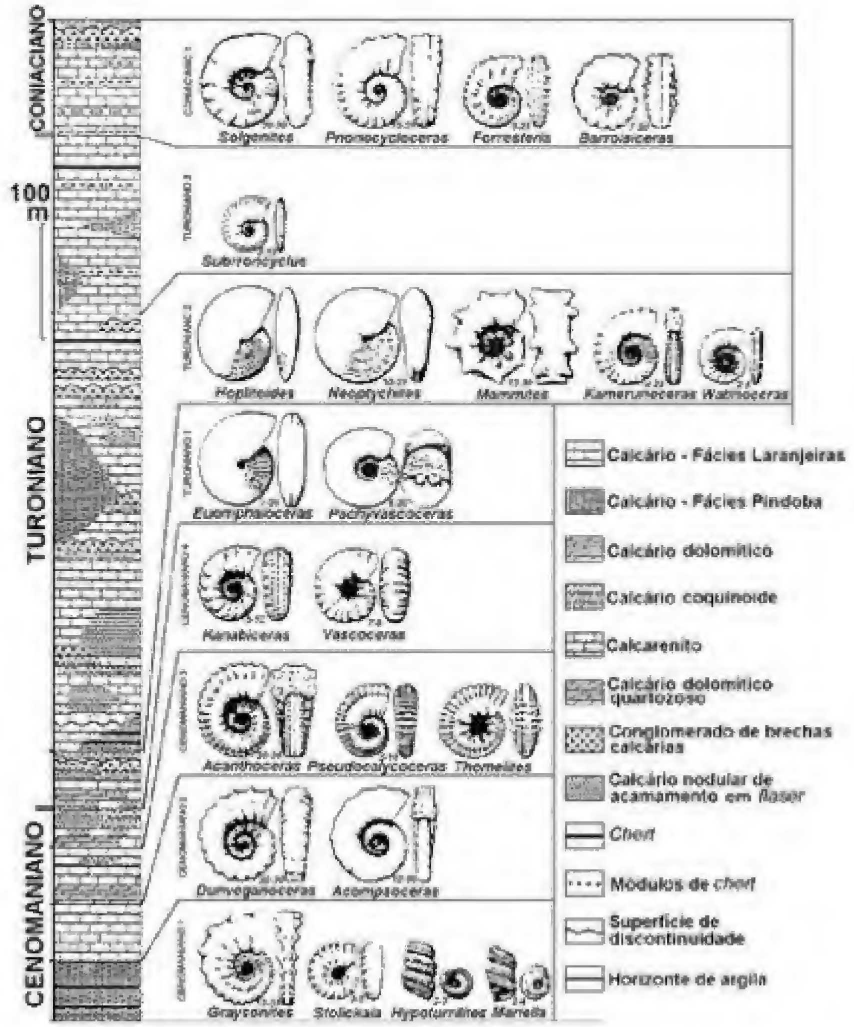

CONIACIANO
TURONIANO
CENOMANIANO
100 m
Solgerites
Prionocycloceras
Forresteria
Barroisiceras
Subprionocyclus
Hoplitoides
Neoptychites
Mammites
Kamerunoceras
Watinoceras
Euomphaloceras
Pachyvascoceras
Kanabiceras
Vascoceras
Acanthoceras
Pseudocalycoceras
Thomelites
Dunveganoceras
Acompsoceras
Graysonites
Stoliczkaia
Hypoturrilites
Mariella
Calcário - Fácies Laranjeiras
Calcário - Fácies Pindoba
Calcário dolomítico
Calcário coquinoide
Calcarenito
Calcário dolomítico quartozoso
Conglomerado de brechas calcárias
Calcário nodular de acamamento em *flaser*
Chert
Módulos de *chert*
Superfície de discontinuidade
Horizonte de argila

Figura 22.18 Bioestratigrafia do Cretáceo Superior da Bacia Sergipe-Alagoas com base nos amonitas (Bengtson, 1983).

A anatomia e o modo de vida dos rostrocônquios foram estabelecidos por comparação com outras classes de moluscos, filogeneticamente afins, como as classes Bivalvia e Scaphopoda. O pé deveria ser protraído pela fenda anteroventral e as correntes ventilatórias passariam pela abertura do rostro posterior. As aberturas presentes nas margens da concha devem ser um reflexo da falta de um ligamento elástico entre as pseudovalves: incapazes de abrir a concha com eficiência, como ocorre com os bivalvios, pé, cabeça e correntes ventilatórias deveriam passar pelas fendas permanentemente abertas. A maioria é interpretada como bentônica, **endobionte** e detritívora (figura 22.20). Poucos são considerados epifaunísticos e suspensívoros.

Não há registros de fósseis da classe Rostroconchia no Brasil. No noroeste da Argentina, ocorrem fósseis dos gêneros *Ribeiria* (ordem Ribeirioidea) e *Eopteria* (ordem Conocardioidea), em rochas do Cambriano Superior (Sanchez, 2000).

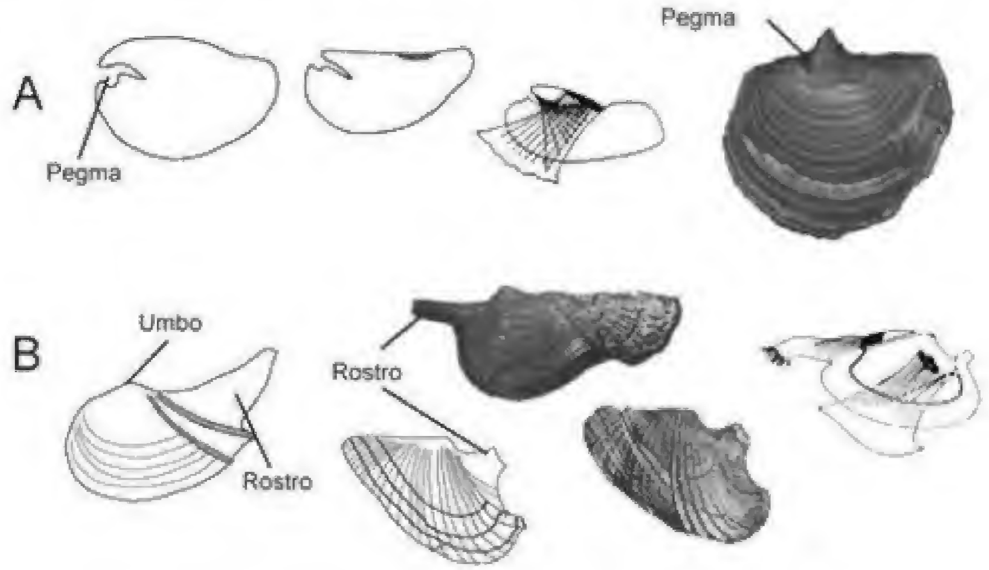


Figura 22.19 Classe Rostroconchia. (A) Aspecto geral da ordem Ribeirioida, indicando a pegma. (B) Aspecto geral da ordem Conocardioida, indicando o rostro. Adaptado de Pojeta *et alii* (1987) e Wagner (1997).

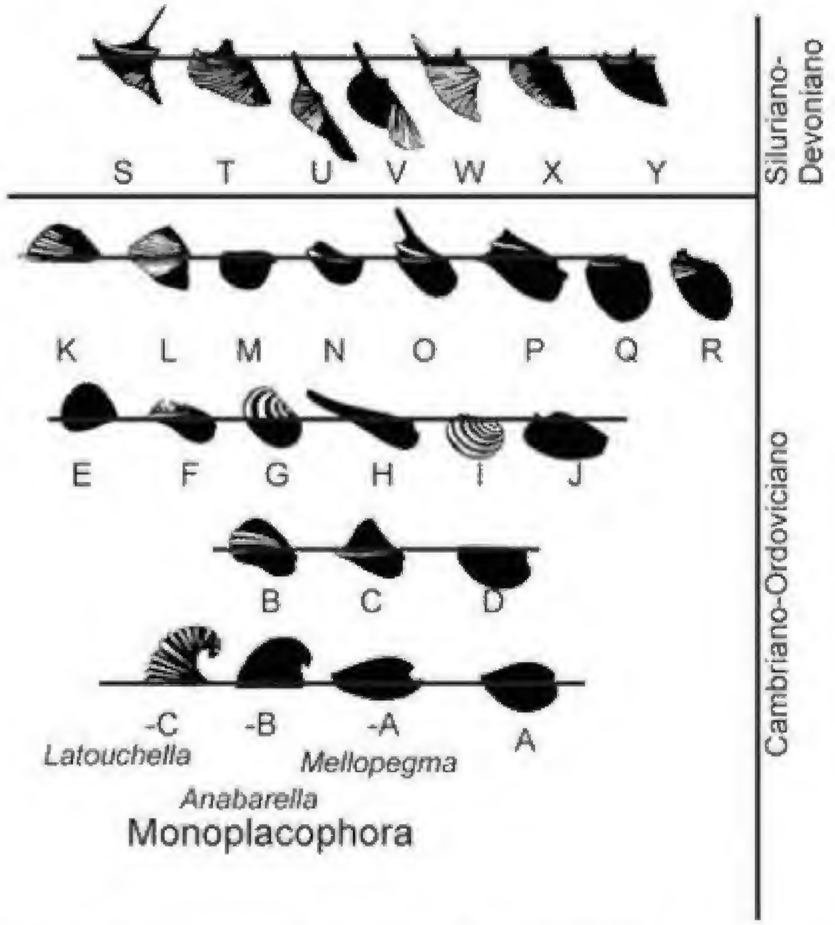


Figura 22.20 Variações de forma da concha da classe Rostroconchia do Cambriano ao Devoniano, com seus prováveis ancestrais monoplacóforos. Adaptado de Pojeta *et alii* (1987).

F. Classe Scaphopoda
(Ordoviciano Médio–Recente)

Os escafópodes são moluscos exclusivamente marinhos e cosmopolitas, e foram a última classe a aparecer no registro geológico.

O grupo se caracteriza por apresentar uma concha univalve, tubular com abertura em ambas extremidades, a anterior geralmente maior do que a posterior (ápice). Muitas vezes a concha lembra uma presa de elefante (figura 22.21A), porém existem formas retilíneas. Nas formas atuais, o tamanho geralmente atinge 3 a 6 cm de comprimento, podendo chegar até 15 cm. Certas formas fósseis alcançaram 30 cm de comprimento e 3 cm de diâmetro.

A região cefálica é reduzida a uma curta probóscide onde localizam-se a boca com a rádula e numerosos tentáculos filiformes, chamados de **captáculos**, utilizados para captura de alimentos. O pé cônico é utilizado para escavação e ancoragem no substrato (figura 22.21A).

Os escafópodes são constituídos por duas subclasses: os **Dentalioida** (figura 22.21B) têm concha com formato tipicamente cônico; com maior diâmetro localizado na abertura anterior; frequentemente ornamentada com costelas longitudinais (Ordoviciano–Holoceno); e os **Siphonodentalioida** (figura 22.21C): têm concha com maior diâmetro situado em uma posição ligeiramente posterior à abertura; geralmente sem costelas longitudinais (Permiano–Holoceno).

As variações na ornamentação são usadas para separar famílias e gêneros. Os últimos também podem ser determinados com base na forma da seção transversal da concha.

Os únicos registros fósseis, no Brasil, são do gênero *Dentalium* em rochas miocênicas da Formação Pirabas, Bacia Bragança-Vizeu (Ferreira & Cunha, 1957) e paleocênicas da Formação Maria Farinha, Bacia Pernambuco-Paraíba (Penna-Neme & Muniz, 1976).

Todos os escafópodes são bentônicos. A maioria dos autores os posicionam vivendo com metade ou ¾ anteriores da concha enterrados na lama, areia ou cascalho, expondo o ápice por onde passam as correntes inalante e exalante ao meio aquático (figura 22.21A). Mais recentemente, foi observado viverem enterrados de 30 a 50 cm abaixo da interface sedimento/água onde procuram por presas, a maioria foraminíferos (Shimek, 1990). Raramente habitam águas rasas, sendo mais frequentes em maiores profundidades, ocorrendo até 6 200 m.

G. Classe Bivalvia
(Cambriano–Recente)

Os bivalvios são representados pelos mexilhões, ostras, vieiras (pectens) e turus (teredos). Ocorrem, preferencialmente, em ambientes marinhos desde regiões polares até o equador, em águas rasas e abissais. Também podem ser encontrados em águas salobras e nas regiões de remansos de lagos e rios. A classe tem um hábito de vida predominantemente bentônico, ocupando substratos não consolidados e duros, de maneira endobionte, semiendobionte e epibionte.

O registro fóssil da classe é rico e conhecido desde o Cambriano (Pojeta *et alii*, 1987). Um dos aspectos importantes observados é o tamanho da concha. No Cambriano, as espécies não são maiores que 5 mm, enquanto no Ordoviciano Inferior, formas maiores que 1 cm de comprimento se desenvolveram. Durante o Fanerozoico, no Cretáceo, pode-se observar formas com mais de 1 m de comprimento, como a do gênero atual *Tridacna* (figura 22.22G).

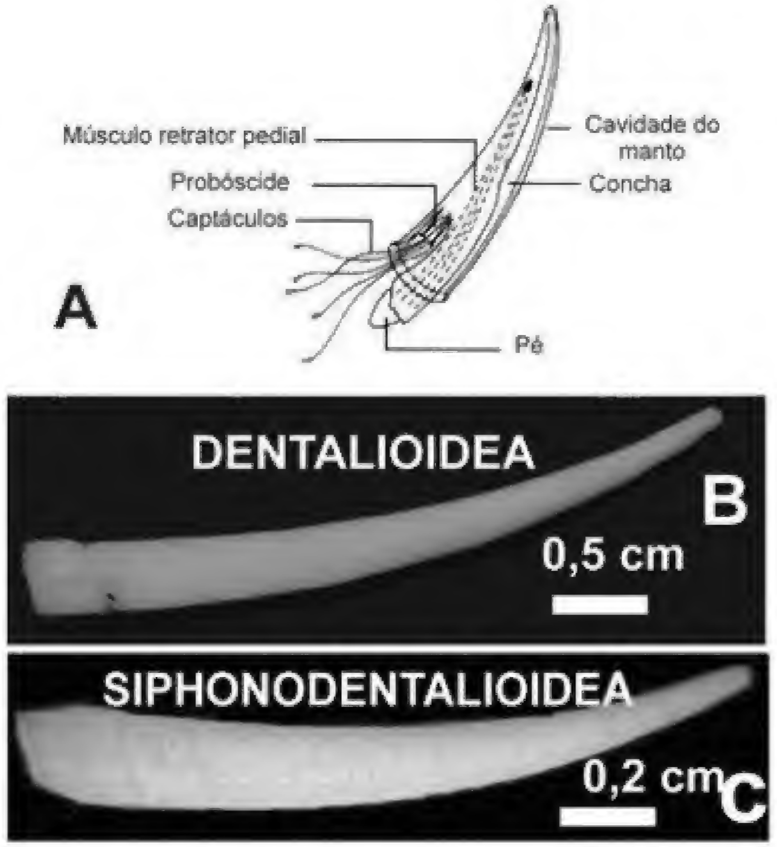


Figura 22.21 Classe Scaphopoda. (A) Principais feições morfológicas da classe Scaphopoda. (B) Dentalioida: *Dentalium vermedi*. (C) Siphonodentalioida: *Striocadulus albicomatus* (Absalão *et alii*, 2005).

Morfologia

A anatomia corporal é constituída pelo manto e músculos paliais; pelas brânquias; pelo conjunto pé/massa visceral e pelos músculos adutores (figura 22.1G).

O **manto** apresenta dois **lobos** fixados às valvas pelos **músculos paliais**, os quais formam na superfície interna da concha a **linha palial**. As margens dos lobos podem ser livres ou fusionadas ventralmente, dando origem a aberturas (figura 22.23). Nas aberturas posteriores, o manto pode se estender sob a forma de tubos, formando os **sifões inalante** e **exalante**. Os sifões longos são extensíveis, formando uma sinuosidade na linha palial, chamada de **sinus palial**; quando o sinus não aparece, a linha é dita **integripalial** (figura 22.24C).

Na cavidade do manto, situam-se um par de brânquias e o conjunto pé/massa visceral. As brânquias, uma direita e outra esquerda, são de quatro tipos (figura 22.25A). Servem para respiração e alimentação, pois o grupo é desprovido de rádula. A cabeça é muito reduzida e sem órgãos sensoriais. O pé é grande, musculoso e de aspecto laminar nas formas escavadoras e atrofiado nas formas fixas e natantes. Muitos bivalvios fixos prendem-se ao substrato pelo **bisso**, filamentos produzidos por glândulas situadas na base do pé, projetado para fora da concha através da **fenda bissal**. A massa visceral localiza-se dorsalmente.

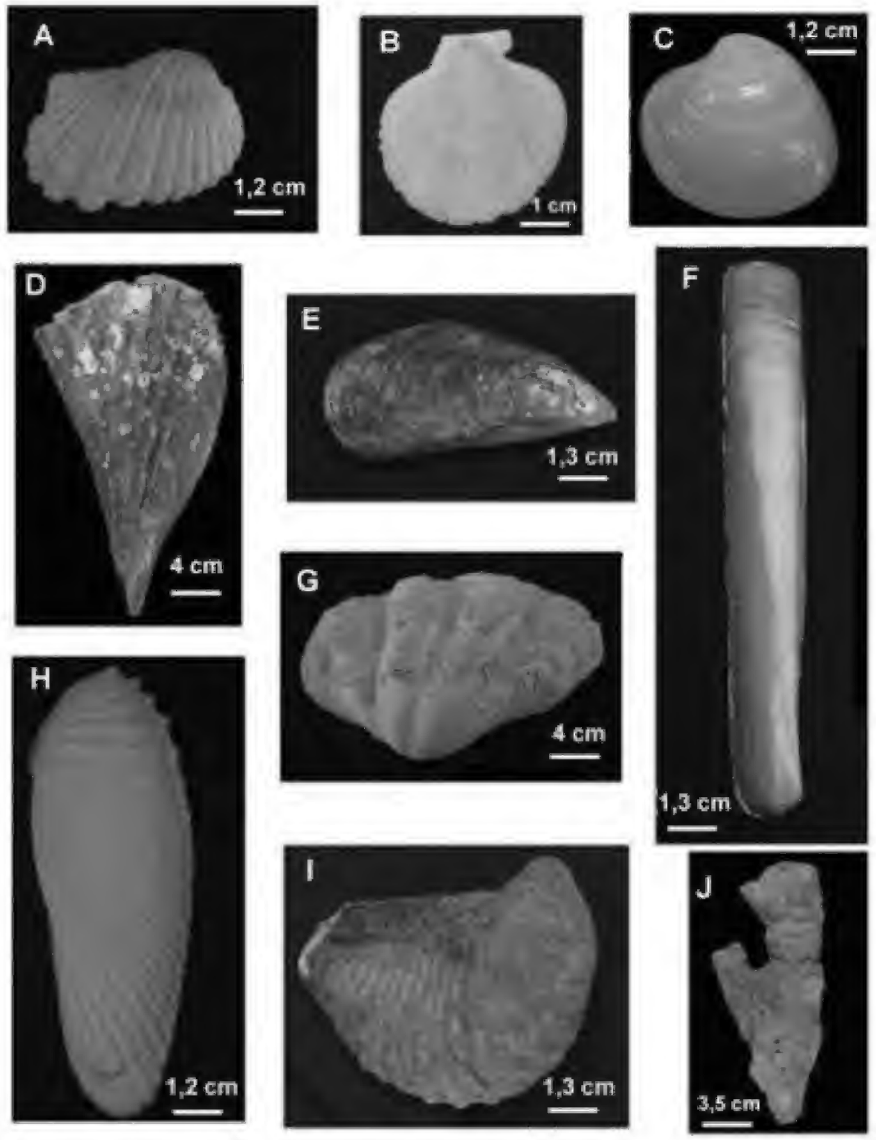


Figura 22.22 Tipos de conchas de bivalves. (A) Arcóide ou subquadrada (*Anadara*). (B) Alada (*Chlamys*). (C) Trigonal (*Amiantis*). (D) Lanceolada (*Atrina*). (E) Mitiliforme (*Mytilus*). (F) Ensiforme (*Ensis*). (G) Subtrigonal (*Tridacna*). (H) Modioliforme ou alongada (*Barnea*). (I) Oblonga (*Neotrigonia*). (J) Coraliforme (Rudista).

Os principais músculos são os **adutores** (figura 22.25B), que servem para fechar a concha. São geralmente pares, deixando cicatrizes no interior da concha. Quando os dois estão presentes, o bivalvio é dito **dimiário**; porém, quando há só um deles (quase sempre o posterior), é considerado **monomiário**. As formas dimiárias podem apresentar músculos com diâmetros iguais, ditos **isomiários**, ou bem diferentes, **anisomiários**.

A concha possui duas valvas com plano de simetria passando por entre ambas (figura 22.24A). Conchas com valvas iguais são ditas **equivalves**; quando diferentes, **inequivalves**. Quando apresentam as regiões anterior e posterior com comprimentos semelhantes, são chamadas **equiláteras** e quando diferentes, **inequiláteras**.

Na superfície externa das valvas, observa-se a **prodissoconcha** (concha embrionária), localizada nos **umbos** (figura 22.24A, B). Anteriormente a estes, ocorre uma área deprimida lanceolada, denominada de **lúnula** e, posteriormente, uma área maior e alongada, o **escudo** (figura 22.24A). Conforme a direção de seus umbos, podem ser: **prosogíricas**, quando encurvados para margem anterior; **ortogíricas**, quando eretos, e **opistogíricas**, quando encurvados para margem posterior.

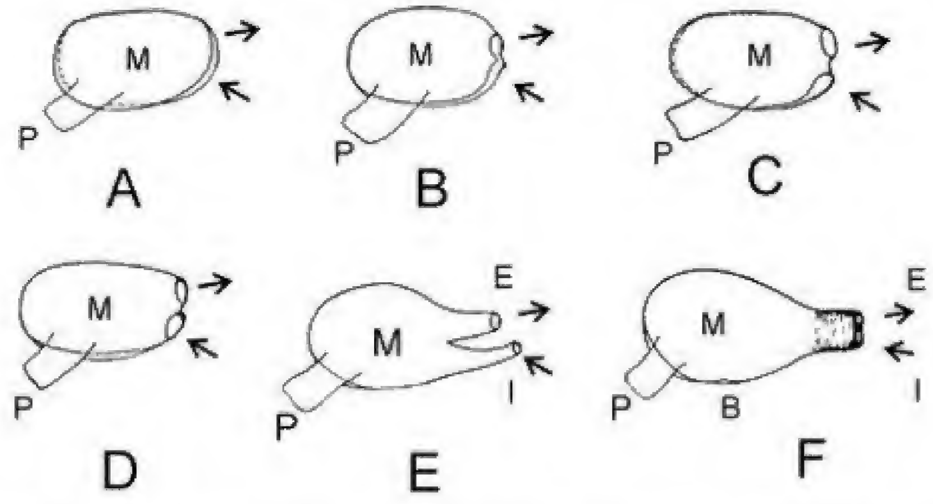

M
P
A
M
P
B
M
P
C
M
P
D
E
M
P
I
E
E
M
P
B
I
F

Figura 22.23 Manto e sifões de bivalves. As setas mostram o sentido do fluxo inalante e exalante (setas). (A) Margens do manto completamente livres. (B) Margens fundidas em um único ponto entre a corrente exalante e a abertura principal. (C) Margem do manto fundida em dois pontos, posteriores. (D) Sifões rudimentares. (E) Margem do manto com abertura para o pé (P), e sifões desenvolvidos, porém livres. (F) Sifões fundidos, e manto com abertura para o pé e para o bisso (B). Adaptado de Shrock & Twenhofel (1953) e Cox *et alii* (1969).

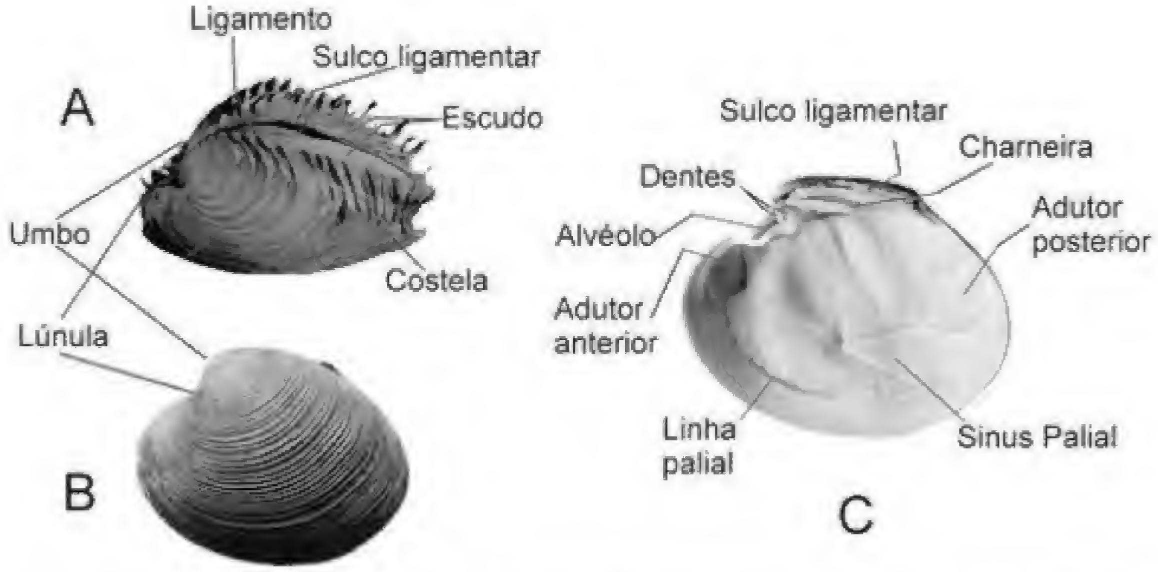

Ligamento
Sulco ligamentar
A
Escudo
Umbo
Costela
Lúnula
B
Sulco ligamentar
Charneira
Dentes
Adutor posterior
Alvéolo
Adutor anterior
Linha palial
Sinus Palial
C

Figura 22.24 Classe Bivalvia. (A) Vista dorsolateral de uma concha articulada de *Circomphalus foliaceolamellosa*, mostrando estruturas externas. (B) Valva esquerda de *Amiantis callosa*. (C) Morfologia interna de *Amiantis callosa*, indicando charneira, linha e sinus palial e cicatrizes musculares. Modificado de Cox *et alii* (1969).

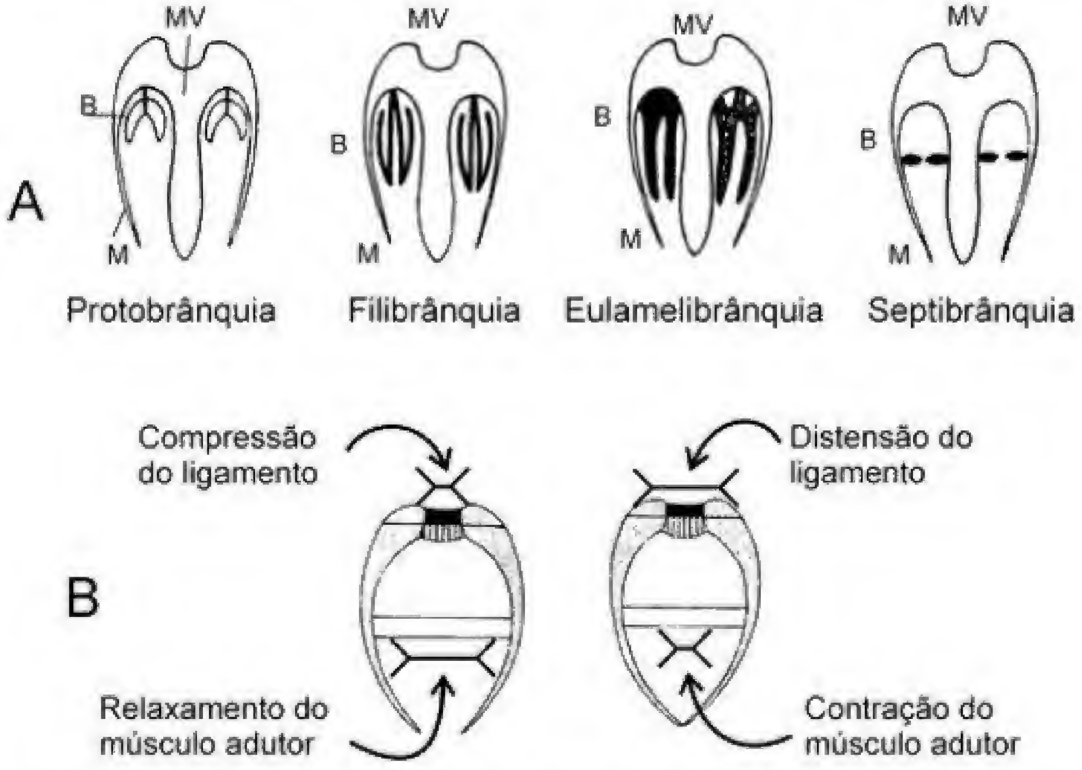

MV
B
M
A
Protobrânquia
MV
B
M
Filibrânquia
MV
B
M
Eulamelibrânquia
MV
B
M
Septibrânquia
Compressão do ligamento
Distensão do ligamento
B
Relaxamento do músculo adutor
Contração do músculo adutor

Figura 22.25 (A) Tipos de brânquias em bivalves. (B) Movimento de abertura e fechamento da concha pelo trabalho conjunto dos músculos adutores e do ligamento. Adaptado de Shrock & Twenhofel (1953).

Na margem dorsal, existe a charneira, constituída por uma placa com **dentes** e **fossetas** ou **alvéolos** e um ligamento. De acordo com o arranjo e a organização dos dentes e fossetas existem os seguintes tipos de dentição (figura 22.26A-G):

- **Taxodonte**: fileira de dentes intercalados por fossetas, mais ou menos similares e relativamente perpendiculares à linha de charneira.
- **Disodonte**: a ornamentação da concha constitui a dentição; charneira obsoleta.
- **Isodonte**: dentes grandes, iguais, intercalados por alvéolo grande.
- **Esquizodonte**: dentes grandes, com superfície recoberta por sulcos paralelos.
- **Heterodonte**: dentes **cardinais** verticalizados, situados abaixo do umbo; dentes **laterais** horizontalizados, nas extremidades da charneira, às vezes ausentes.
- **Paleoeterodonte**: similar a heterodonte, dentes amorfos, comuns nas formas paleozoicas.
- **Desmodonte**: dentes muito pequenos ou inexistentes, com estruturas acessórias.
- **Actinodonte**: dentes com disposição radial abaixo do umbo.

O **ligamento** é uma estrutura elástica orgânica, de conchiolina, com intercalação de faixas mineralizadas. É composto de duas partes: uma interna, alojada em uma reentrância entre os dentes (**resilífero**) ou em uma estrutura em forma de colher (**condróforo**); e outra externa, assentada em uma ou várias fendas (**sulco ligamentar**). Um dos componentes pode estar ausente. Apresenta várias denominações conforme sua localização e sua morfologia (figura 22.27A-F). É denominado **prosodético** se localizado na frente do umbo; **opistodético** (figura 22.27B-C), se atrás do umbo e **anfidético** (figura 22.27A), se em ambos os lados do umbo. Quanto a sua morfologia, tem-se os tipos: **paravincular** (figura 22.27C), hemicilíndrico, alojado em apenas um sulco ligamentar; **duplivincular** (figura 22.27A, D), formado por vários cordões, inseridos em vários sulcos ligamentares paralelos à linha de charneira e **multivincular** (figura 22.27B), formado por vários cordões, inseridos em vários sulcos perpendiculares à linha de charneira. O ligamento serve para manter as valvas abertas, tendo como opositores os músculos adutores (figura 22.25B).

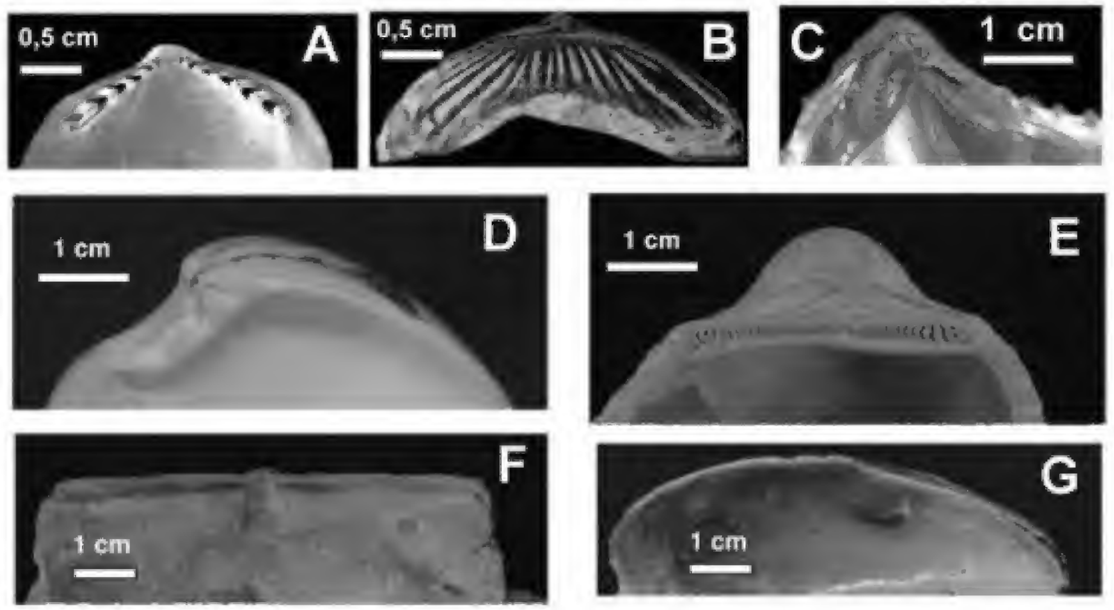


Figura 22.26 Tipos de dentição. (A) Taxodonte (Nuculoida). (B) Actinodonte (Arcoida, *Pseudocucullaea*; adaptado de Cox *et alii*, 1969). (C) Esquizodonte (Trigonioida, *Neotrigonia*). (D) Heterodonte (Veneroida, *Amiantis*). (E) Taxodonte (Arcoida, *Anadara*). (F) Isodonte (Pterioida, *Chlamys*). (G) Disodonte (Mytiloida, *Mytilus*).

Algumas características conquiliológicas ajudam na orientação da concha. A linha de charneira e os umbos indicam a região **dorsal**. A região oposta é a **ventral**. O umbo, via de regra, encurva-se para a região **anterior**. O sinus palial, quando presente, é sempre **posterior**. Posicionando a concha dessa maneira, pode-se identificar as valvas **esquerda** e **direita**.

Classificação

A classe Bivalvia também é conhecida como Lamellibranchia e Pelecypoda (Camacho, 1979), mas o primeiro nome é mais usado por prioridade após imensas discussões. Existem várias classificações, dependendo dos caracteres diagnósticos utilizados. Aqui, optou-se por utilizar uma classificação mesclada entre as apresentadas por Cox *et alii* (1969 – Treatise on Invertebrate Paleontology – Pojeta *et alii* (1987) e Cope (1996). Os principais parâmetros para a classificação dos bivalvios são: tipo de brânquias, tipo de dentição, composição e microestrutura da concha. Segundo revisão apresentada por Schneider (2001), podem haver modificações na classificação das subclasses Paleoheterodonta, Heterodonta e Anomalodesmata, que podem ser incluídas na "Subclasse" Heteroconchia.

Subclasse Palaeotaxodonta

(Cambriano–Recente)

Conchas alongadas posteriormente ou anteriormente, protobrânquios, taxodontes, aragoníticas com microestrutura prismático-nacarada. Ordem Nuculoida (figura 22.26A).

A grande abundância dessa subclasse ocorre nas rochas Paleozoicas do Brasil, principalmente, nas formações devonianas das bacias do Amazonas, Parnaíba e Paraná representada por gêneros como *Nuculites* e *Palaeoneilo* (Kegel, 1953; Morsch, 1986; Machado, 1990; Kotzian, 1995). No Carbonífero da Bacia do Amazonas são encontrados também os gêneros *Polidevcia* e *Nuculavus* e ainda *Solemya*, essa da subclasse Cryptodonta (Anelli *et alii*, 2002).

Subclasse Cryptodonta

(Ordoviciano–Recente)

Concha alongada posteriormente, protobrânquios, disodontes, aragoníticas, microestrutura prismático-nacarada. Ordem Solemyoida.

Subclasse Pteriomorphia

(Ordoviciano–Recente)

Grupo heterogêneo, geralmente bissado, concha alongada posteriormente, predominantemente calcítica, podendo ser também aragonítica ou ambas, com microestrutura lamelar-cruzada a prismática; dentição variável (actinodonte, isodonte, desmodonte e taxodonte), o mesmo acontecendo com o ligamento (duplivincular, multivincular, paravincular e interno). Ordens Arcoida, Mytiloida e Pterioida (figura 22.22A, B, E).

Ptycopteria é o gênero mais comum no Devoniano da Bacia do Amazonas, caracterizando um ambiente de águas rasas e agitadas (Machado, 1990). Os Arcídeos, *Arca e Scapharca*, estão bem representados no Mioceno da Formação Pirabas (Campos, 1974). *Inoceramus* é assinalado na Formação Gramame, Bacia de Pernambuco-Paraíba (Muniz, 1993) sendo também muito abundante nas camadas cretáceas da Formação Cotinguiba, Bacia Sergipe-Alagoas (Hessel, 1988). Mytilídeos e inoceramídeos, em geral, são bastante abundantes nas seções turonianas (Cretáceo) da Bacia de Sergipe, onde são encontradas pelo menos 10 famílias de pteriomórfios (Seeling & Bengston, 1999). *Gervillia sergipensis* é uma espécie recentemente descrita para a Bacia de Sergipe (Mello *et alii*, 2007).

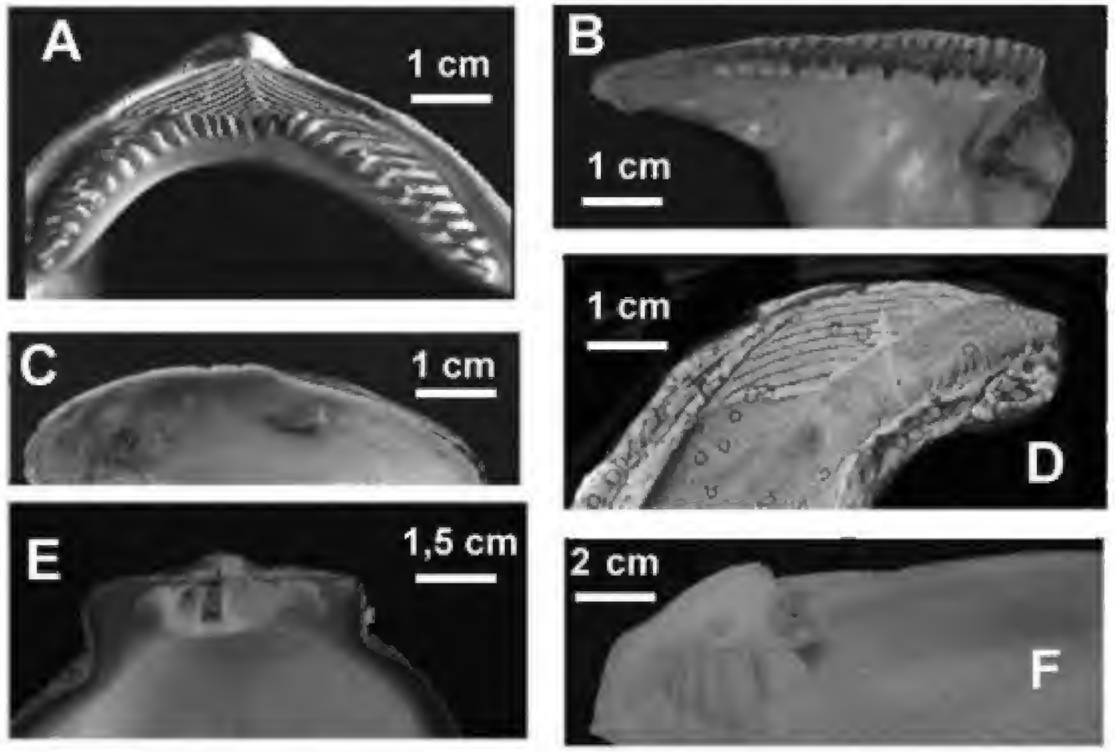


Figura 22.27 Tipos de ligamento. (A) Duplivincular anfidético (Glycymeridae, fonte: Tschudin, 2001). (B) Multivincular opistodético (*Isognomon*). (C) Parivincular opistodético (*Mytilus*). (D) Duplivincular opistodético (Myalinidae, McRoberts & Newell, 1997). (E) Interno (com resilífero em *Spondylus*). (F) interno (com condróforo em *Barnea*).

Subclasse Palaeoheterodonta

(Ordoviciano–Recente)

Grupo principalmente paleozoico; concha aragonítica com microestrutura prismático-nacarada; charneira esquizodonte, paleoeterodonte, heterodonte ou actinodonte; eulamelibrânquios. Os bivalvios atuais, que habitam ambientes de água doce, pertencem a essa subclasse. Ordens Modiomorphoida (extinta, paleozoica), Unionoida e Trigonoida (figura 22.22I).

As formas paleozoicas desta subclasse são encontradas em rochas devonianas e carboníferas das bacias do Amazonas e Paraná, como, por exemplo, *Modiolopsis* na Formação Ponta Grossa (Kotzian, 2003). *Pleurophorella* e *Schizodus* são registrados na Formação Piauí, Carbonífero da Bacia do Parnaíba (Anelli *et alii*, 2009). O trigonioide *Anditrigonia britoi* (antes tido com exclusivo da costa do Pacífico) foi recentemente registrado para a Formação Riachuelo (Bacia de Sergipe; Hessel, 2005). Unionoides de água doce do gênero *Anodontites* ocorrem no Cretáceo Superior de São Paulo (Mezzalira, 1989). Unionoides cenozoicos (*Diplodon*, *Anodontites*, *Castalia* e *Mycetopoda*) são registrados no Mioceno da Formação Solimões (Wesseling *et alii*, 2006), além de *Monocondylaea*, na Formação Touro Passo (Pleistoceno do Rio Grande do Sul; Erthal, 2007).

Subclasse Heterodonta

(Ordoviciano–Recente)

Grupo melhor representado atualmente; eulamelibrânquios, heterodontes (podendo degenerar para desmodontes), concha geralmente aragonítica com microestrutura laminar-cruzada. Ordens Veneroida, Myoida, Hippuritoida (extinta) (figuras 22.22C, J; 22.28F).

Esta subclasse está bem representada em rochas marinhas de todas as idades no Brasil (Simone & Mezzalira, 1994); *Astartella* é registrada na Formação Piauí (Carbonífero da Bacia do Parnaíba; Anelli *et alii*, 2009). O gênero *Pinzonella* da Formação Corumbataí (Simões & Fittipaldi 1988); *Crassatella* da Formação Gramame (Muniz, 1993) e *Chione* da Formação Pirabas (Maury, 1924) são alguns exemplos desse grupo. Veneroides de água doce, como os gêneros *Eupera* e *Sphaerium*, são registrados na Formação Solimões, Mioceno Superior do Acre (Wesselingh *et alii*, 2006) e o gênero *Cyanocyclas*, na Formação Touro Passo (Pleistoceno do Rio Grande do Sul; Erthal, 2007).

Subclasse Anomalodesmata

(Ordoviciano–Recente)

Conchas aragoníticas com microestrutura prismático-nacarada; eulamelibrânquios a septibrânquios, desmodontes a edentados. Ordem Pholadomyoida (figura 22.28D).

Nas camadas devonianas das bacias do Amazonas, Parnaíba e Paraná, é registrado o gênero *Grammysioidea* (Morsch, 1986; Machado 1990; Kotzian, 1995). Na Formação Piauí, Carbonífero da Bacia do Parnaíba, são abundandes os gêneros como *Carnauba*, *Wilkingia* e *Exochorhyncus* (Anelli *et* alii, 2009). Gêneros da família Megadesmidae ocorrem endemicamente na Bacia do Paraná, como *Astartila* na Formação Palermo (Simões & Rocha-Campos, 1991) e *Ferrazia* na Formação Corumbataí (Mezzalira, 1989). Esta subclasse torna-se rara no Mesozoico e Cenozoico. *Pholadomya* é registrada na Formação Jandaíra, Cretáceo da Bacia Potiguar (Benaim & Senra, 2008).

Aplicações

Existe uma forte correlação entre a forma da concha e os hábitos de vida dos bivalvios (Stanley, 1970, 1972). Os bivalvios modernos podem ser agrupados em categorias morfoecológicas como: escavadores rasos; escavadores profundos; semiendobiontes; epibiontes bissados; epibiontes cimentados; repousantes; livre natantes e perfuradores (figura 22.29).

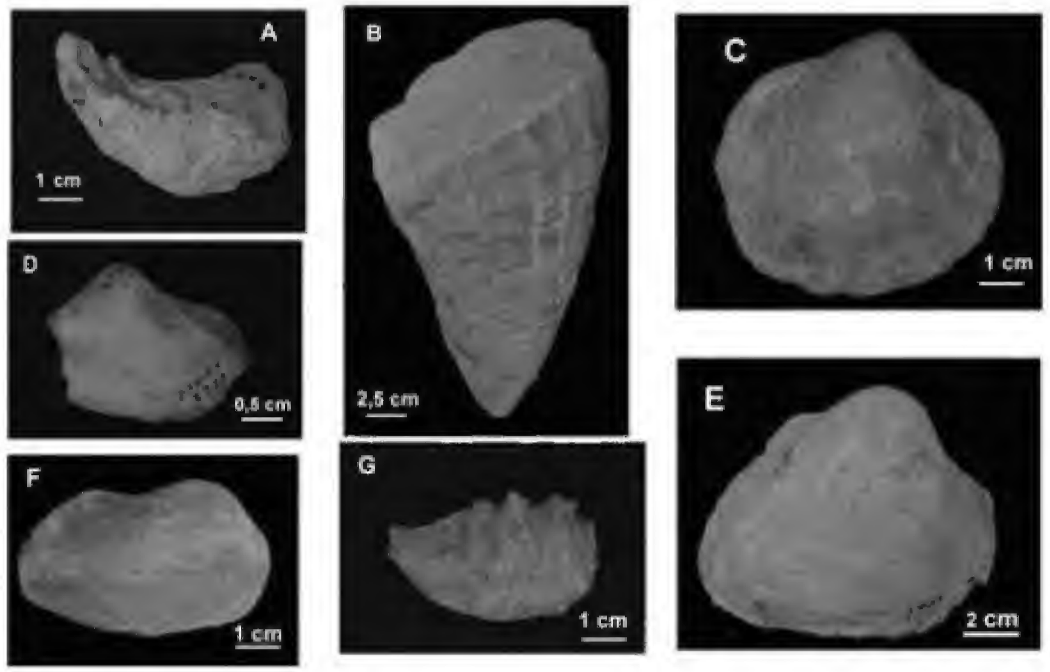


Figura 22.28 Representantes de bivalvios fósseis no Brasil. (A) Ostrea (Pleistoceno, Estado do Rio Grande do Sul). (B) *Pinna regina maris* (molde interno, Cretáceo, Paraíba). (C) *Trachicardium* sp. (molde interno, Cretáceo, Formação Jandaíra). (D) *Jaquesia* sp. (Permiano, Formação Corumbataí). (E) *Lima* sp. (molde interno, Cretáceo, Formação Riachuelo). (F) *Panopea* sp. (molde interno, Cretáceo, Estado de Sergipe). (G) *Lopha* sp. (Cretáceo, Estado do Rio Grande do Norte).

Todos esses hábitos estão intimamente relacionados a dois fatores ambientais: tipo de substrato e grau de energia das águas. Esses fatores influenciam também na distribuição de bivalvios com diferentes hábitos tróficos. Os detritívoros são mais abundantes em sedimentos finos e em águas calmas, enquanto os supensívoros são mais abundantes em sedimentos grossos sob condições mais agitadas.

Estudos paleoecológicos tendem a associar análise morfofuncional e abundância de espécimens/espécies em relação aos hábitos de vida e tróficos em um estrato para inferências batimétricas e condições de substrato e agitação das águas.

Um exemplo desses estudos é a presença de formas quimiossimbióticas no Paleozoico. Bivalvios Modiomorphidae e Ambonychidae foram assinalados por Little *et alii* (1999) em ambientes marinhos profundos hidrotermais, em depósitos silurianos e devonianos russos. Esses autores observaram que, no nível de classe, os grupos de invertebrados encontrados são os mesmos registrados nas atuais fumarolas hidrotermais. No nível de família, entretanto, o nicho agora ocupado pelos mitilídeos (grupo dos mexilhões) foi ocupado pela família morfologicamente convergente dos modiomorfídeos.

Machado (1990) e Simões (1992), trabalhando com sedimentos devonianos da Bacia do Amazonas e permianos da Bacia do Paraná respectivamente, conseguiram pelas análises morfofuncional, trófica e quantitativa/qualitativa das associações fossilíferas, caracterizar o paleoambiente dos níveis estudados. Kotzian (1995) utilizou os hábitos das taxocenoses dos bivalvios devonianos da Formação Ponta Grossa para identificar variações no grau de energia d'água durante a deposição destas rochas.

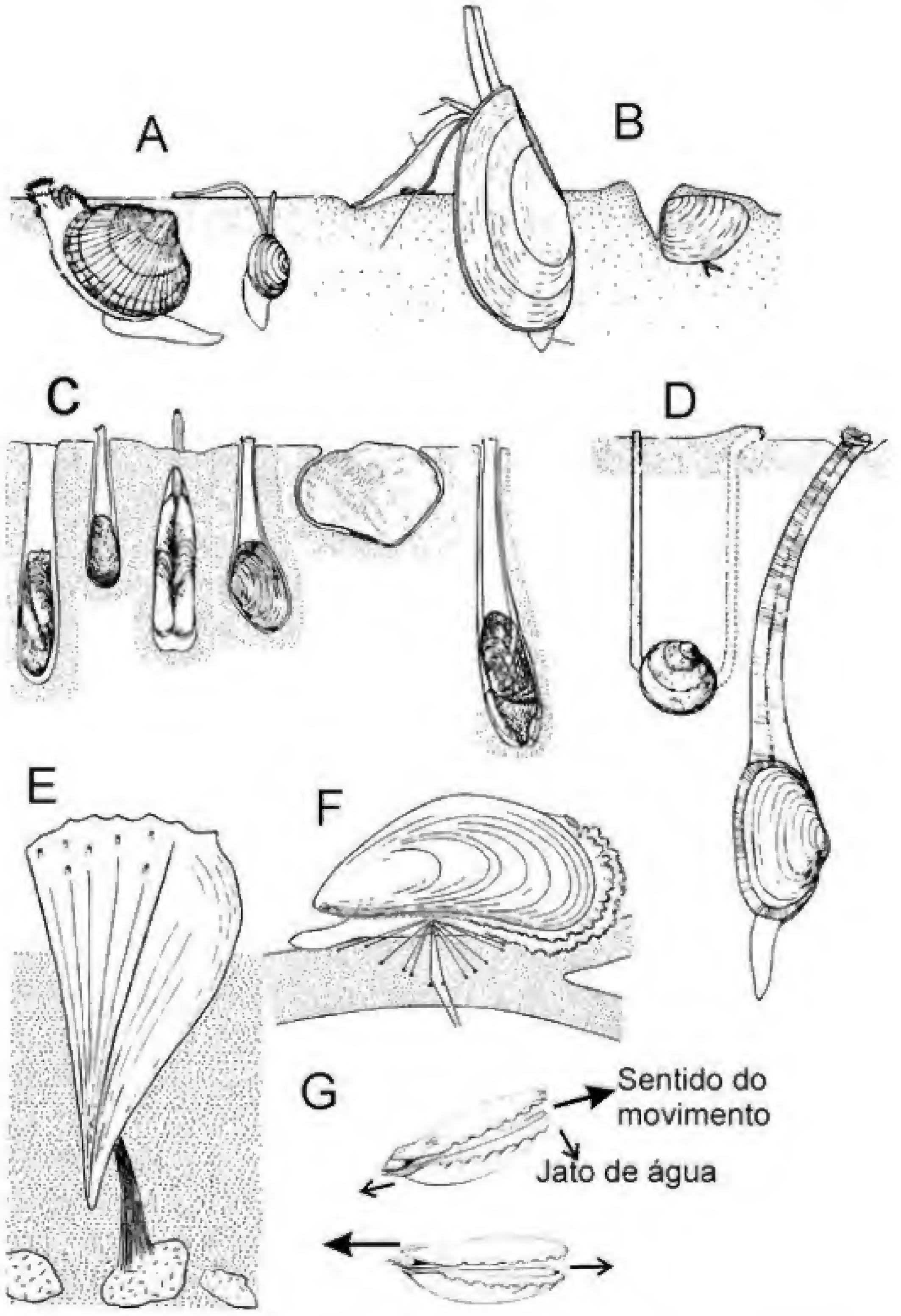


Figura 22.29 Tipos de hábito de vida de biválvios. (A) Endobionte raso suspensívoro. (B) Endobionte raso depositívoro. (C) Perfuradores de substrato duro. (D) Endobionte profundo suspensívoro. (E) Semi-endobionte bissado, suspensívoro. (F) Epibionte bissado suspensívoro. (G) Biválvio de vida livre. Adaptado de Cox *et alii* (1969) e Brusca & Brusca (2007).

De maneira geral, as espécies de biválvios perduram por longos intervalos de tempo e, por isso, o grupo não é considerado um bom indicador bioestratigráfico. Porém, elas podem ser utilizadas em estudos bioestratigráficos menos refinados. No Carbonífero da Inglaterra, seis ou sete zonas foram definidas com base em *Carbonicola*, *Naiadites* e *Anthraconaia*. Os rudistas, por seu intervalo de ocorrência restrito ao Mesozoico e evolução rápida, têm apresentado boa utilização para zoneamentos estratigráficos. Já os ostreáceos grifaneídeos dos gêneros *Exogyra* e *Gryphaea* são muito empregados para datar sedimentos cretáceos da Europa.

No Brasil, biválvios foram utilizados para determinar algumas zonas no Permiano de São Paulo (Simões & Fittipaldi, 1988) e Cretáceo Superior do Nordeste (Muniz, 1993). A Formação Pirabas foi atribuída ao Mioceno Inferior com base nos gastrópodes e biválvios (Ferreira & Cunha, 1959).

Distribuição Estratigráfica

Os moluscos apresentam registros fósseis nos depósitos mais antigos do Cambriano. Têm uma história pré-cambriana ainda não descoberta. Até o Cambriano Superior, as dimensões dos fósseis eram diminutas. Embora quase todas as classes já estivessem presentes (exceto os escafópodes), seus representantes eram poucos.

Três classes de moluscos já se encontravam bem definidas na parte basal do Cambriano Inferior (Tommotiano) da Sibéria, China, e Austrália: monoplacóforos, rostrocônquios e gastrópodes (figura 22.30).

Os monoplacóforos mais antigos são os cirtonelídeos, com conchas semelhantes às formas atuais, porém sem uma protoconcha posicionada anteriormente. No Cambriano Médio, foram encontradas formas com inserções musculares bem preservadas, mostrando a mesma disposição muscular das espécies recentes. Apesar desse grupo ocorrer nos dias atuais, apresenta um grande hiato no registro fóssil, pelo menos do Jurássico ao Recente.

Verdadeiros gastrópodes ocorrem em rochas do Cambriano Superior. Porém, alguns autores consideram o gênero *Aldanella*, da base do Cambriano Inferior, como gastrópode. Esse grupo invadiu os ambientes de água doce e terrestres no Carbonífero Superior. O grande domínio dessa classe, e do próprio filo, foi durante o Mesozoico e o Cenozoico.

O rostrocônquio mais antigo é o gênero *Heraultipegma*, encontrado no Cambriano Inferior da França, China e Austrália (Babin, 1991). Apresenta grande diversidade no Cambriano Superior e no Ordoviciano Médio, com franco declínio no Ordoviciano Superior. São considerados os ancestrais dos escafópodes e biválvios. Esta classe se extinguiu no Permiano.

A presença de duas valvas neste grupo e de larvas velígeras bivalves em escafópodes e bivalves (figura 22.4C-D) corrobora este parentesco.

Os biválvios são conhecidos no Cambriano Inferior, com os gêneros *Fordilla* e *Pojetaia*. No Devoniano Superior, o grupo passa a invadir as águas doces. Apesar de ser conhecido no Paleozoico, este grupo só teve grande abundância no Mesozoico e Cenozoico.

Os cefalópodes ocorrem desde o Cambriano Superior. A origem dessa classe parece ser a partir do monoplacóforo *Knightoconus*, do Cambriano Superior, o qual possui uma concha alongada, encurvada e provida de poucos septos. Os nautiloideos apresentam radiação máxima no Ordoviciano, declinando depois do Devoniano. Os amonoides foram numerosos no Paleozoico, mas sua grande diversificação e desaparecimento se deu no Mesozoico.

A concha univalve apresentada pelos monoplacóforos, gastrópodes e cefalópodes sugere relação de parentesco entre esses moluscos (figura 22.5).

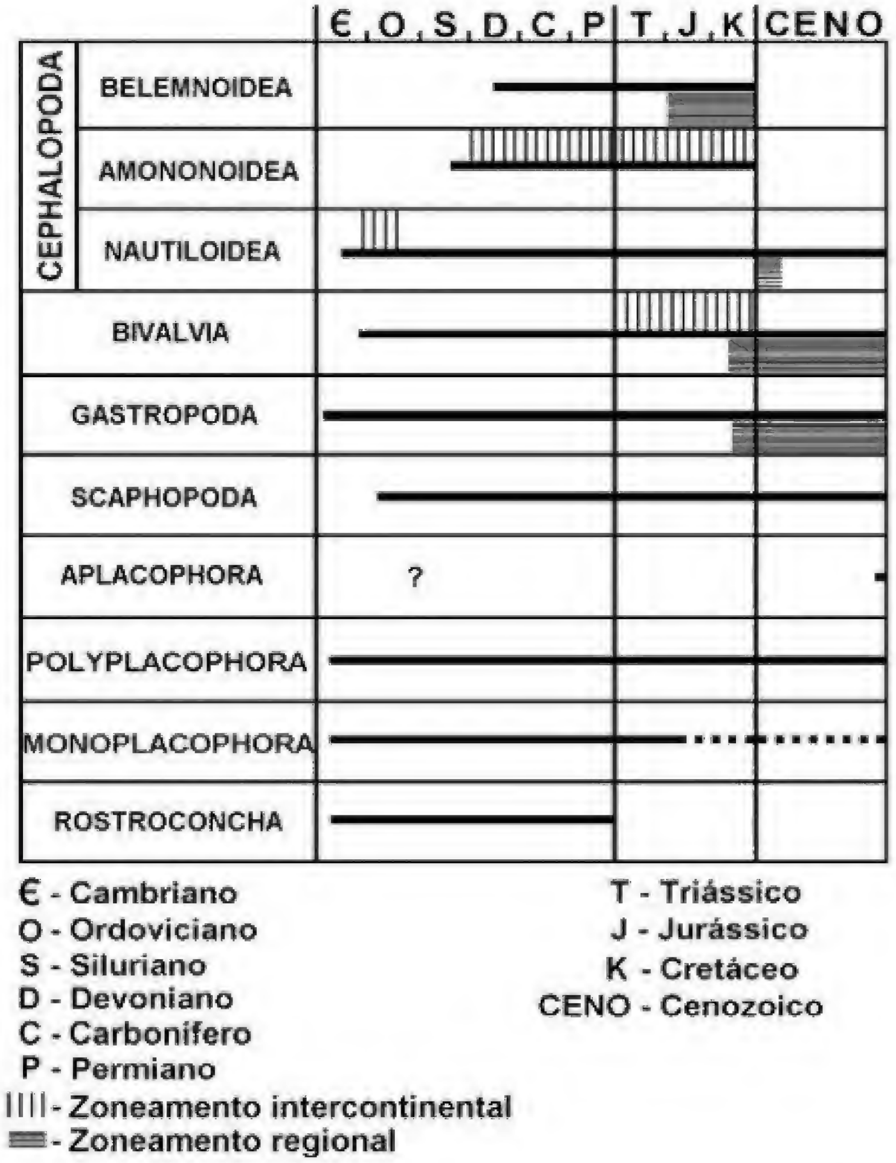


Figura 22.30 Distribuição estratigráfica e utilização cronoestratigáfica do filo Mollusca. Linhas paralelas = zoneamento regional; linhas perpendiculares = zoneamento intercontinental (Sohl, 1985).

Aplicações

Os moluscos se prestam para interpretações bioestratigráficas (figura 22.18), paleoambientais e evolutivas, utilizando-se com frequência os cefalópodes, os gastrópodes e os biválvios.

Os gastrópodes podem ser utilizados para reconstituições paleoambientais e de cadeias tróficas, como fonte de informações sobre os processos evolutivos e alguns podem ajudar na bioestratigrafia.

Os cefalópodes podem ser utilizados para obtenção de dados batimétricos com certas restrições. Dentre eles, os Ammonoidea possuem importância bioestratigráfica. Sua evolução foi rápida e é bem conhecida, mostrando mudanças acentuadas em intervalos temporais bem definidos.

Os biválvios apresentam a forma da concha relacionada com seus hábitos de vida. Desta maneira, sua utilização em reconstruções paleoambientais é de grande importância. Formas extintas têm possibilitado seu uso em correlações estratigráficas regionais, principalmente no Mesozoico.

A composição taxonômica e certos aspectos tafonômicos de associações fósseis e mortas de

gastrópodes e bivalves podem auxiliar na interpretação de processos ambientais e em estudos de Biologia de Conservação (NRC, 2005; Erthal, 2007). Alterações na composição de espécies podem evidenciar histórias de extirpação em locais variados como rios (Brown *et alii*, 2005) e ambientes transicionais (Kowalewski *et alii*, 2000). A corrosão acentuada de superfície de conchas de moluscos pode indicar processos de dissolução devido ao baixo pH, tanto em ambientes fluviais (Kotzian & Simões, 1999), como em certos subambientes marinhos, como a interface sedimento-água de locais lamosos (Rodrigues, 2006). A intensidade de furos de predação em conchas de bivalves permite inferir alterações severas na estrutura trófica de ambientes em estado avançado de degradação, como a verificada no Delta do Rio Colorado (EUA; Kowalewski & Kelley, 2002; Cintra-Buenrostro *et alii*, 2005).

De um modo geral, os moluscos, com concha original preservada e sem alteração diagenética, têm sido utilizados para determinação de paleossalinidade e paleotemperatura através da análise das razões isotópicas O^{18}/O^{16} e C^{14}/C^{13} (Krantz, 1990). Os mesmos espécimens podem ser utilizados para datações geocronológicas.

Referências

ABSALÃO, R. S.; SILVA, P. H. A. & PAULA, T. S. 2005. Morfometria da concha de quatro espécies de Gadiliidae (Mollusca, Scaphopoda) Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, *22*(1): 175-179.

ANELLI, L. E.; ROCHA-CAMPOS, A. C. & SIMÕES, M. G. 2002. Protobranch bivalves from the Piauí Formation (Middle Pennsylvanian), Parnaíba Basin, Brazil. *Revista Española de Paleontología*, *17*: 165-176.

ANELLI, L. E.; ROCHA-CAMPOS, A. C.; SIMÕES, M. G. & PECK, R. L. 2009. Pennsylvanian Heteroconchia (Mollusca, Bivalvia) from the Piauí Formation, Parnaíba Basin, Brazil. *Revista Española de Paleontología*, *12*(2): 93-112.

BABIN, C. 1991. *Principes de Paleontologie*. Armand Colin Ed., Paris, 449 p.

BARNES, R. S. K. 1984. *A Synoptic Classification of Living Organisms*, Blackwell Scientific Publications, Boston, 273 p.

BENAIM, N. B. & SENRA, M. C. E. 2008. O Gênero *Pholadomya* Sowerby, 1823 (Mollusca: Bivalvia) na Formação Jandaíra (Cretáceo Superior), Bacia Potiguar: Implicações Paleoecológicas e Paleogeográficas. *Anuário do Instituto de Geociências da UFRJ*, *31*(1): 88-97.

BENGTSON, P. 1983. The Cenomanian-Coniacian of the Sergipe Basin, Brazil. *Fossils and Strata*, Oslo, *12*: 1-78, mapa.

BENTON, M. J. & ERWIN, D. H. 1993. Mollusca: Amphineura and Monoplacophora. *In*: BENTON, M. J. (ed.). *The Fossil Records*, Chapmann & Hall, London, p. 125-130.

BERGQVIST, L. P.; MOREIRA, A. L. & PINTO, D. R. 2006. *Bacia de São José do Itaboraí: 75 anos de história e ciência*. Rio de Janeiro, Serviço Geológico do Brasil – CPRM, 84 p.

BIELER, R. 1992. Gastropod phylogeny and systematics. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, *23*: 311-338.

BONNAUD, L.; BOUCHER-RODONI, R. & MONNEROT, M. 1997. Phylogeny of Cephalopods Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *7*(1): 44-54.

BOUCOT, A.; ROHR, D. M.; GRAY, J.; FARIA, A. & COLBATH, G. K. 1986. *Plectonotus* and *Plectonoides*, new subgenus of *Plectonotus* (Bellerophontacea: Gastropoda) and their biogeographic significance. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, *173*(2): 167-180.

BROCK, G. A. 1998. Middle Cambrian molluscs from the southern New England fold belt, New South Wales, Australia. *Geobios*, *31*(5): 571-586.

BROWN, M. E.; KOWALEWSKI, M.; NEVES, R. J.; CHERRY, D. S. & SCHREIBER, M. E. 2005. Freshwater Mussel Shells as Environmental Chronicles: Geochemical and Tahonomic Signatures of Mercury-Related Extirpations in the North Fork Holson River, Virginia. *Environmental Science and Technology*, *39*: 1.455-1.462.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 2007. *Invertebrates*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2ª ed., 938 p.

CAMACHO, H. 1979. *Invertebrados fósiles*. Eudeba, Buenos Aires, 707 p.

CAMPOS, D. R. B. 1974. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Revisão da Família Arcidae, na Formação Pirabas (Mioceno Inferior) (Mollusca-Bivalvia). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, Belém, Geologia, *19*: 1-34, 4 pls.

CARTER, J. G. 1980. Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. *In*: RHOADS, D. C. & LUTZ, R.

A. (eds.). Skeletal Growth of Aquatic Organisms – Biological Records of Environmental Change. Plenum Press, New York, p. 69-113.

CARTER, J. G. & CLARK II, G. R. 1985. Classification and Phylogenetic Significance of Moluscan Shell Microstructure. *In:* BOTTJER, D. J.; HICKMAN, C. S. & WARD, P. D. (eds.). *Mollusks – notes for a short course.* Knoxville, 50-71 p. [University of Tenessee, Departament of Geological Sciences, Studies in Geology, 13].

CASSAB, R. C. T. 2003. *Paleontologia da formação Jandaíra, Cretáceo Superior da Bacia Potiguar, com ênfase na Paleobiologia dos Gastrópodos.* Tese de doutorado. Instituto de Geociência, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 184 p.

CHERNS, L. 1998. Silurian Polyplacophoran mollusca from Gotland, Sweden. *Palaeontology, 41*(5): 939-974.

CINTRA-BUENROSTRO, C. E.; FLESSA, K. W. & AVILA-SERRANO, G. 2005. Who Cares About a Vanishing Clam? Trophic Importance of *Mulinia coloradoensis* Infered from Predatory Damage. *Palaios*, *20*: 296-302.

CLARKE, J. M. 1899. Moluscos devonianos do estado do Pará, Brazil. *Archivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, *10*: 49-174, ests. 8-13.

CLARKE, J. M. 1913. Fósseis devonianos do Paraná. *Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, Rio de Janeiro, *1*: 1-353, 27 ests.

CLARKSON, E. N. K. 1986. *Paleontologia de Invertebrados y su Evolución*, Paraninfo, Madrid, 357 p.

CLARKSON, E. N. K.; HARPER, D. A. T. & PEEL, J. S. 1995. Taxonomy and palaeocology of the mollusk *Pterotheca* from the Ordovician and Silutian of Scotland. *Lethaia*, *28*: 101-114.

COLGAN, D. J.; PONDER, W. F. & EGGLER, P. E. 1999. Gastropod evolutionary rates and phylogenetic relationships assessed using partial 28S rDNA and histone H3 sequences. *Zoologica Scripta*, *29*: 29-63.

COLGAN, D. J.; PONDER, W. F.; BEACHAM, E. & MACARANAS, J. 2007. Molecular phylogenetics of Caenogastropoda (Gastropoda: Mollusca). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *42*: 717-737.

COPE, J. 1996. Early Ordovician (Arenig) bivalves from the Llangynog inlier, South Wales. *Paleontology*, *39*(4): 979-1.025, 7 p.

COSTA, E. V. 1981. Revisão de gastrópodos fósseis da localidade de Três Unidos, Formação Pebas, Plioceno do Alto Amazonas (Estado do Amazonas), Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências, 52*(4): 867

COX L. R.; NEWELL, N. D.; BRANSON, C. C.; CASEY, R.; CHAVAN, A.; COOGAN, A. H.; DECHASEUX, C.; FLEMING, C. A.; HAAS, F.; HERTLEIN, L. G.; KEEN, M.; LaROCQUE, A.; McALESTER, A. L.; PERKINS, B. F.; PURI, H. S.; SMITH, L. A.; SOOT-RYEN, T.; STENZEL, H. B.; TURNER, R. D. & WEIR, J. 1969. Mollusca 6 Part N. *In:* MOORE, T. *Teatrise on Invertebrate Paleontology*, American Geological Society, University of Kansas, 3 vols.

DODD, L. R. & STANTON, R. J. 1981.Paleoecology, Concepts and Applications.John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane and Toronto, 559 p.

ELDREDGE, N. & GOULD, S. J. 1972. Punctuated Equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In:* SCHOPF, T. J. M. (ed.). *Models in Paleobiology*, Freeman, Cooper and Company, San Francisco, p. 82-115.

ERTHAL, F. 2007. *Assinaturas tafonômicas e fidelidade quantitativa de moluscos da Formação Touro Passo (Pleisto-Holoceno).* Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Centro de Ciências Naturais e Exatas, 102 p.

FERREIRA, C. S. 1967. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. O Gênero *Orthaulax* Gabb, 1872 na Formação Pirabas, X-(Mollusca-Gastropoda). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica* (Geociências), *1*: 169-185.

FERREIRA, C. S. & CUNHA, O. 1957. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Novos invertebrados fósseis e redescrição de mais duas espécies da Formação Pirabas. III – (Mollusca-Gastropoda). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. ser., Geologia, Belém, *2*, 61 p.

FERREIRA, C. S. & CUNHA, O. 1959. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Novas considerações sobre a Formação Pirabas e descrição de novos invertebrados fósseis. V – (Mollusca-Pelecypoda). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, n. ser., Geologia, Belém, *8*, 76 p, 4 est.

FERREIRA, C. S. & CASSAB, R. C. T. 1996. *Orthocerida* (Mollusca-Cephalopoda) do Siluriano e Devoniano do Brasil. *In:* SIMPÓSIO SULAMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, *Anais.* Ponta Grossa, p. 309-317.

GALE, A. S.; BENGSTON, P. & KENNEDY, W. J. 2005. Ammonites at the Cenomanian – Turonian boundary in the Sergipe Basin, Brazil. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, *52*: 167-191.

GUBANOV, A. P.; REMOLAR, D. C. F. & PEEL, J. S. 2004.Early Cambrian molluscs from sierra de Córdoba (Spain).*Geobios*, *37*: 199-215.

HERMAN, Y. 1981. Pteropods. *In*: HAQ, B. U. & BOERSMA, A. (eds.). *Introduction to Marine Micropaleontology*; Elsevier, New York, p. 151-159.

HESSEL, M. H. R. 1988. Lower Turonian inoceramids from Sergipe, Brazil. *Fossil and Strata*, *22*: 1-49.

HESSEL, M. H. 2005. *Anditrigonia britoi* n.sp. (Bivalvia) do Eco-Albiano de Sergipe, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, *63*(3): 437-450.

HOARE, R. D. 2001. Early Mississipian Polyplacophora (Mollusca) from Iowa. *Journal of Paleontology*, *75*(1): 66-74.

JOHNSTON, D.; MOLTSCHANIWSKYJ, N. & WELLS, J. 2005. Development of the radula and digestive system of juvenile blacklip abalone (*Haliotisrubra*): Potential factors responsible for variable weaning success on artificial diets. *Aquaculture*, *250*: 341-355.

KEGEL, W. 1953. Contribuição para o estudo do Devoniano da bacia do Parnaíba. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, *233*, 96 p.

KING, A. H.1993. Mollusca: Cephalopoda. *In*: BENTON, M. J. (ed.). *The Fossil Records*, Chapmann & Hall, London, p. 169-188.

KOTZIAN, C. B. 1995. *Estudo sistemático e morfofuncional de bivalves (Mollusca) das formações Vila Maria (Siluriano) e Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil: interpretação do regime hidrodinâmico-sedimentar*. Porto Alegre. Curso de Pós-Graduação em Geociências. Tese de Doutorado – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 377 p., 19 ests.

KOTZIAN, C. B. 2003. A New Devonian Modiolopsidae (Mollusca: Bivalvia) from the Ponta Grossa Formation, Paraná Basin, Brazil. *Pesquisas em Geociências*, *30*: 27-32.

KOTZIAN, C. B & MARCHIORO, A. 1991. Revisão sistemática dos gastrópodes (Mollusca) devonianos do Estado do Paraná (Bacia do Paraná, Brasil). *In:* CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12, *Resumos.* São Paulo, p. 10.

KOTZIAN, C. B.; MARCHIORO, A.; SIMÕES, R. I. & VENTURINI, M. 1999. Devonian Bellerophonts and gastropods (Mollusca) from Chapada dos Guimarães (Ponta Grossa Formation *s.l.*, Paraná Basin, Brazil). *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências*, *4*(6): 67-73.

KOTZIAN, C. B. & SIMÕES, M. G. 2006. *Taphomomy of Recent freshwater molluscan death assemglages, Touro Passo Stream, Southern Brazil. Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(2): 243-260.

KOUTSOUKOS, E. A. M. & BENGTSON, P. 1993. Towards an Integrated Biostratigraphy of the Upper Aptian-Maastrichtian of the Sergipe basin, Brazil. *Docum. Laboratoires de Géologie*, Lyon, *125*: 241-262, 8 figs.

KOWALEWSKI, M. & KELLEY, P. H. (eds.). 2002. *The Fossil Record of Predation: Paleontological Society Special Papers 8:* Paleontological Society, Yale Printing Service, New Haven, Connecticut, 398 p.

KOWALEWSKI, M.; SERRANO, G. E. A.; FLESSA, K. W. & GOODFRIEND, G. A. 2000. Dead delta's former productivity: Two trillion shells at the mouth of the Colorado River. *Geology*, 28(12): 1.059-1.062.

KRANTZ, D. E. 1990. Mollusk-Isotope Records of Plio-Pleistocene Marine Paleoclimate, U.S. Middle Atlantic Coastal Plan. *Palaios*, Lewes, *5*: 317-335.

LITTLE, C. T. S.; MASLENNIKOV, V. V.; MORRIS, N. J.& GUBANOV, A. P. 1999. Two paleozoic hidrothermal vent communities from the Southern Ural Mountains, Russia. *Palaeontology*, *42*(6): 1.043-1.098.

MACHADO, D. M. 1990. *Bivalvia devonianos da bacia do Amazonas (Fms. Maecuru e Ererê): considerações sistemáticas e paleoautoecológicas*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 283 p., 20 est.

MACHADO, D. M. C. 1991. Evidência de predação em Bivalvia (Mollusca) no Devoniano Médio da bacia do Amazonas. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12, *Resumos*. São Paulo, p. 29.

MAGALHÃES, J. & MEZZALIRA, S. 1953. *Moluscos Fósseis do Brasil*. Instituto Nacional do Livro, Departamento de Imprensa Nacional, Rio de Janeiro, 283 p. [Biblioteca Científica Brasileira, Série A-IV].

MAURY, C. J. 1924. Fauna Terciária do Brasil e algumas formas cretácicas. *Monografias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, Rio de Janeiro, *4*, 698 p.

McROBERTS, C. A. & NEWELL, N. D. 1997. A new transitional Myalinid bivalve from the lower Permian of West Texas. *Paleontology*, *40*(2): 487-495.

MELLO, L. H. C.; MELLO, F. T. & ZUCON, M. H. 2007. A new species of *Gervillia* Defrance (Bivalvia, Bakeveliide) from the Aptian-Albian transition of Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia, 10*(1): 63-69.

MEZZALIRA, S. 1974. Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do arenito Bauru. *Boletim do Instituto Geográfico e Geológico, 51:* 1-163, 1 mapa.

MEZZALIRA, S. 1989. *Os fósseis do estado de São Paulo.* Secretaria do Meio Ambiente/Instituto Geológico, 136 p., 2ª ed., São Paulo, 13 ests.

MILLER, R. H. & SUNDBERG, F. A. 1984. Boring Late Cambrian Organisms. *Lethaia, 17:* 185-190.

MORSCH, S. M. 1986. Bivalves (Mollusca) na Formação Ponta Grossa (Bacia do Paraná-Devoniano). Revisão Sistemática. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(3): 403-431.

MUNIZ, G. C. B. 1993. *Novos Moluscos da Formação Gramame, Cretáceo Superior dos Estados da Paraíba e de Pernambuco, Nordeste do Brasil.* Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 16 estampas. [Publicação Especial nº 1], 202 p.

MUNIZ, G. C. B. & BENGSTON, P. 1986. Amonoides coniacianos da bacia de Potiguar, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(3): 445-455.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. 2005. *The Geological Record of Ecological Dynamics: Understanding the Biotic Effects of Future Environmental Change*: Committee on the Geological Record of Biosphere Dynamics. Board on Earth Sciences and Resources; Board on Lif Sciences; Division on Earth and Life Sciences; National Research Council of the National Academies, Washington, D. C., 200 p.

NIELD , E. W. & TUCKER, V. C. T. 1985. *Paleontology – An Introduction.* Pergamon Press, Oxford, 177 p.

OLIVEIRA, P. E. 1958. Contribuição à Paleontologia do Estado do Pará. Um novo Nautiloide da Formação Pirabas (Mollusca-Cephalopoda). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* (Geologia), *7:* 1-7, 2 ests.

PALMA, J. M. C. & BRITO, I. M. 1974. Paleontologia e Estratigrafia da bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *46*(3/4): 383-406.

PEEL, J. S. 1991. Functional morphology of the Class Helcionelloida nov., and the early evolution of the Mollusca. *In*: SIMONETTA, A. M. & MORRIS, S. C. (eds.). *The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 157-177.

PENNA-NEME, L. & MUNIZ, G. C. B. 1976. Um novo *Dentalium* (Mollusca-Scaphopoda), da Formação Maria Farinha, Paleoceno de Pernambuco. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *48*(3): 523-525.

POJETA, J. Jr. 1985. Early Evolutionary History of Diasome Mollusks. *In*:: BOTTJER, D. J.; HICKMAN, C. S. & WARD, P. D. *Mollusks – notes for a short course.* T. W. BROADHEAD (ed.). Knoxville. [University of Tenessee, Departament of Geological Sciences, Studies in Geology, 13] , p. 102-121.

POJETA, J. Jr. & GORDON, M. Jr. 1987. Class Cephalopoda. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHAN, A. H. & ALBERT, J. R. (eds.). *Fossil Invertebrates.* Blackwell Scientific Publications, Cambridge, p. 329-358.

POJETA, J. Jr. & RUNNEGAR, B. 1976. The paleontology of rostroconch mollusks and the early history of the Phylum Mollusca. U.S. *Geological Survey Professional Paper*, *968*: 1-88.

POJETA, J. Jr.; RUNNEGAR, B.; PEEL, J. S. & GORDON, M. Jr., 1987. Phyllum Mollusca. *In*: BOARDMAN, R. S.; CHEETHAN, A. H. & ALBERT J. R. (eds.). *Fossil Invertebrates* Blackwell, Scientific Publications, Cambridge, p. 270-435.

PONCIANO, L. C. M. O.; MACHADO, D. M. C.; FARIA, A. C. G.; MACIEL, A. C.; MATOS, J. & NOVAES, M. 2007. Hábitos de Vida dos Gastropoda e Bellerophontida da Formação Maecuru, Devoniano Médio, Bacia do Amazonas, Brasil: *Anuário do Instituto de Geociências*, *30*(1): 197-203.

RODRIGUES, S. C. 2006. *Tafonomia de moluscos bivalves e braquiópodes das enseadas de Ubatuba e Picinguaba, norte do Estado de São Paulo: implicações do uso de assinaturas tafonômicas no reconhecimento de gradientes ambientais.* Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo – São Paulo, Tese de Doutoramento.

RUNNEGAR, B. 1978. Origin and evolution of the subclass Rostroconchia. *Royal Society of London Philosophical Transactions B*, *284*: 319-333.

RUPPERT, E. E. & BARNES, R. D. 1996. *Zoologia dos Invertebrados.* São Paulo, Livraria Roca, 1.029 p.

SANCHEZ, A. T. M. 2000. The oldest Record of Rostroconchia (Mollusca) from western Gondwana (Cordillera Oriental), northwestern Argentina): *Ameghiniana*, *37*(3): 265-269.

SCHNEIDER, J. A. 2001. Bivalves systematics during the 20th century. *Journal of Paleontology*, *75*(6): 1.119-1.127.

SEELING, J. & BENGSTON, P. 1999. Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil: *Cretaceous Research*, *20*: 747-765.

SHIMEK, R. L. 1990. Diet and habitat utilization in a Northeastern Pacific Ocean scaphopod assemblage. *American Malacology Bulletin*, *7*: 147-169.

SHROCK, R. R. & TWENHOFEL, W. H. 1953. *Principles of Invertebrate Paleontology*, McGraw-Hill, 2ª ed., New York, 816 p.

SIMÕES, M. G. 1992. *Pelecípodes da Formação Palermo (Permiano) de São Sapé (RS) e Guiratinga (MT): implicações na evolução da fauna neopaleozoica da bacia do Paraná, Brasil.* Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 286 p.

SIMÕES, M. G. & FITTIPALDI, F. C. 1988. *As conchas fósseis da região de Rio Claro (SP)*, Arquivo do Município de Rio Claro, Rio Claro, 75 p.

SIMÕES, M. G. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1991. Musculatura de Astartila sp. n. (Mollusca, Pelecypoda), Formação Palermo (Permiano) , bacia do Paraná: implicações sistemáticas e paleoecológicas. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12, *Resumos.* São Paulo, p. 114.

SIMÕES, M. G.; RODRIGUEZ, S. C. & KOWALEWSKI, M. 2007. Comparative analysis of drilling frequencies in recent brachiopod-mollusk associations from the Southern Brazilian Shelf. *Palaios*, *22*: 143-154.

SIMONE, L. R. L. & MEZZALIRA, S. 1994. Fossil Molluscs of Brazil. *Boletim do Instituto Geológico*, São Paulo, *11*: 1-202.

SOHL, N. F. 1977. Utility of Gastropods in Biostratigraphy. *In*: KAUFFMAN, E. G. & HAZEL, J. E. *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, p. 519-539.

SOHL, N. F. 1985. An Overview of the Use of Mollusks in Biostratigraphy. *In*: BOTTJER, D. J.; HICKMAN, C. S. & WARD, P. D., 1985, *Mollusks – notes for a short course.* Knoxville, [University of Tenessee, Departament of Geological Sciences, Studies in Geology, 13], p. 248-257.

SPOEL, S. van der & BOLTOVSKOY, D. 1981. Pteropoda. *In*: BOLTOVSKOY, D. (ed.). *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudocidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*; INEDEP (Publicación Especial), Mar del Plata, p. 493-531.

STANLEY, S. M. 1970. Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca) *Geological Society of America*, Boulder, Memoir 125, 296 p.

STANLEY, S. M. 1972. Functional morphology and evolution of bissally attached bivalve mollusks. *Journal of Paleontology*, *46*: 165-212.

STINCHCOMB, B. L. & DARROUGH, G. 1995. Some molluscan problematica from the Upper Cambrian-Lower Ordovician at the Czark Uplift. *Journal of Paleontology*, *69*(1): 52-65.

STRUGNELL, J. & NISHIGUCHI, M. K. 2007. Molecular phylogeny of coleoid cephalopods (Mollusca: Cephalopoda) inferred from three mitochondrial and six nuclear loci: A comparison of alignment, implied alignment and analysis methods. *Journal of Molluscan Studies*, *73*: 399-410.

TRACEY, S.; TODD, A. & ERWIN, D. H. 1993. Mollusca: Gastropoda. *In*: BENTON, M. J. (ed.). *The Fossil Records*, Chapmann & Hall, London, p. 131-167.

TSCHUDIN, P. E. 2001. Shell morphology, shell texture and species discrimination of Caribbean *Tucetona*. *Journal of Paleontology*, 75(3): 658-679.

VERMEIJ, G. J. 1978. *Biogeography and Adaptation: Patterns of Marine Life*. Harvard University, Massachusetts, 332 p.

VICALVI, M. A. 1986. Pterópodes do Quaternário Superior da margem continental N-NE do Brasil: comportamento bioestratigráfico e correlação com as zonas de foraminíferos planctônicos. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *58*(1): 125-134.

WAGNER, P. J. 1997. Patterns of morphologic diversification among the Rostroconchia. *Paleobiology*, *23*(1): 115-150.

WARD, P. D. & WESTERMANN, G. E. G. 1985. Cephalopod Palaeoecology. *In*: BOTTJER, D. J.; HICKMAN, C. S. & WARD, P. D. 1985, *Mollusks – notes for a short course.* BROADHEAD, T. W. (ed.). Knoxville, [University of Tennessee, Departament of Geological Sciences, Studies in Geology, 13], p. 215-229.

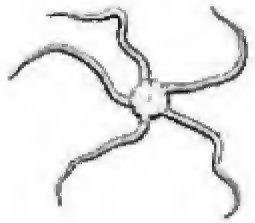
WALTER, S.; HERRMANN, A. D. & BENGSTON, P. 2005. Stratigraphy and facies analysis of the Cenomanian – Turonian boundary succession in the Japaratuba area. Sergipe Basin, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, *19*: 273-283.

WESSELINGH, F. P.; RANZI, A. & RÄSÄNEN, M. E. 2006. Miocene freshwater Mollusca from western Brazilian Amazonia. *Scripta Geologica*, *133*: 419-437.

23

Equinodermas

Wagner Souza-Lima
Cynthia Lara de Castro Manso



O filo Echinodermata é um grupo muito diversificado e de ampla distribuição estratigráfica, cujos representantes mais antigos remontam ao início do Cambriano (cerca de 540 Ma), ocorrendo até o Recente. São divididos em dois subfilos – Pelmatozoa e Eleutherozoa, todos constituídos por organismos exclusivamente marinhos e, em sua maioria, bentônicos, representados por cinco classes ainda existentes (Crinoidea, Holothuroidea, Echinoidea, Asteroidea e Ophiuroidea) e várias classes extintas, de ocorrência restrita ao Paleozoico. Seus representantes mais conhecidos são as estrelas-do-mar, os ouriços-do-mar, as bolachas-da-praia, os ofiúros e os lírios-do-mar.

As principais características do filo são a simetria radial, em alguns casos superimposta por uma simetria secundária bilateral, corpo com espessura superior a dois estratos celulares, com tecidos e órgãos, tubo digestivo completo (com exceção de algumas formas), presença de um esqueleto interno composto por placas de calcita cristalina, algumas muito diminutas, embora possa ainda estar ausente ou reduzido, e o sistema vascular aquífero, por meio dos quais canais expandem-se para o exterior através dos poros dos organismos, sob a forma de pódios (ou pés ambulacrais). São organismos deuterostomados triploblásticos, apresentando assim mais semelhanças com os Hemichordata e Chordata que com os demais invertebrados. Constituem, por estas e outras características morfológicas e fisiológicas, um dos mais evoluídos grupos de invertebrados; contudo, apresentam um sistema nervoso simples e não possuem órgãos excretores especializados. São organismos geralmente dioicos, aparentemente sem dimorfismo sexual e com fecundação externa, a qual gera uma larva livre-natante, de simetria bilateral.

O estágio larval inicial favorece a sua dispersão e distribuição geográfica. Deste modo, podem ser encontrados em quase todos os ambientes marinhos distribuídos dos polos ao equador, e da zona intermarés a profundidades superiores a 5 000 m. Contudo, esta fase não é normalmente preservada no registro fóssil, encontrando-se apenas registros da fase matura, sendo a presença do endoesqueleto um dos principais fatores que favorecem sua preservação como fósseis. Os equinodermas, em particular os equinoides e os crinoides, principalmente aqueles compostos por placas esqueletais mais resistentes, são um dos principais componentes bioclásticos dos carbonatos detríticos. Embora nem todos os grupos possuam importância bioestratigráfica, alguns, como os crinoides, são importantes datadores estratigráficos, principalmente do Paleozoico. Por outro lado, por serem organismos predominantemente bentônicos, são excelentes indicadores paleoambientais.

O mais antigo equinoderma conhecido pode estar representado pelo fóssil encontrado no Ediacarano (Neoproterozoico) da Austrália denominado *Arkarua adami*. Este fóssil, que compõe a famosa fauna de Ediacara, mostra uma região central dividida em cinco lobos, interpretada como cinco sulcos ambulacrais, feição característica dos equinodermas. Entretanto, como a observação de outras características diagnósticas não foi possível devido ao tipo de fossilização sofrida pelo material, preservado em arenito, a identificação ainda não pode ser considerada conclusiva. Os equinodermas, conforme a conceituação atual, apareceram no registro fóssil a partir do início do Cambriano (figura 23.1). Os pelmatozoários carpoides e os eocrinoides foram abundantes no Cambriano; os asteroides, equinoides e ofiuroides surgiram no Ordoviciano, e apresentam atualmente um grande número de espécies. O final do Paleozoico foi dominado por crinoides e blastoides; já os holoturoides, apesar de abundantes hoje em dia, apresentam um registro fóssil muito esparso.

Sistemática

Os equinodermas estão divididos em dois subfilos: Pelmatozoa e Eleutherozoa. O primeiro compreende os equinodermas com o corpo em forma de cálice e com a superfície oral voltada para cima onde estão localizados a boca e o ânus, sem madreporita. Possuem placas fundidas no cálice, mas articuladas nos braços, e sulcos ambulacrais aberto nos braços. Apresentam um pedúnculo crescendo a partir do cálice o que possibilita que eles vivam fixados, porém não necessariamente cimentados, ao substrato por toda ou parte de sua fase pós-larval. Os Eleutherozoa são livres, possuindo um corpo em forma de estrela, discoidal ou globular, onde a boca é direcionada para baixo, à exceção dos Holothuroidea, que a apresenta na direção horizontal. Não possuem pedúnculo; com ou sem braços e sulcos ambulacrais abertos ou fechados. Placas esqueletais separadas ou fundidas em uma carapaça, e madreporita presente (Brusca & Brusca, 1990). A análise das características das cinco classes atuais sugere que os Eleutherozoa formam um grupo monofilético, derivado dos Pelmatozoa (Smith, 1984).

Assim como para outros grupos de invertebrados, a classificação sistemática dos equinodermas é um assunto bastante polêmico e, por vezes, conflitante. A incorporação do conhecimento adquirido pelo estudo das formas fósseis, ao contrário do que era de se esperar, tem muitas vezes causado a interpretação errônea das relações filogenéticas entre os grupos (Smith, 1984), ao misturar-se estudos envolvendo características embrionárias e anatomia comparativa das formas viventes com estudos baseados na observação dos espécimens fósseis. Neste enfoque, tem-se tentado clarear esta classificação com base na geração de uma sistemática que possa refletir as relações filogenéticas entre os grupos, uma questão que não será facilmente solucionada.

Como para outros grupos de invertebrados, a base sistemática mais utilizada tem sido aquela publicada no *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Moore, 1966, 1967). Neste trabalho será esta também a linha adotada, utilizando-se algumas das propostas de Smith (1984, 1995), Blake (1987), Smith *et alii*, (1995); Hendler *et alii* (1995), Hendler (1996) e Aurich (1998):

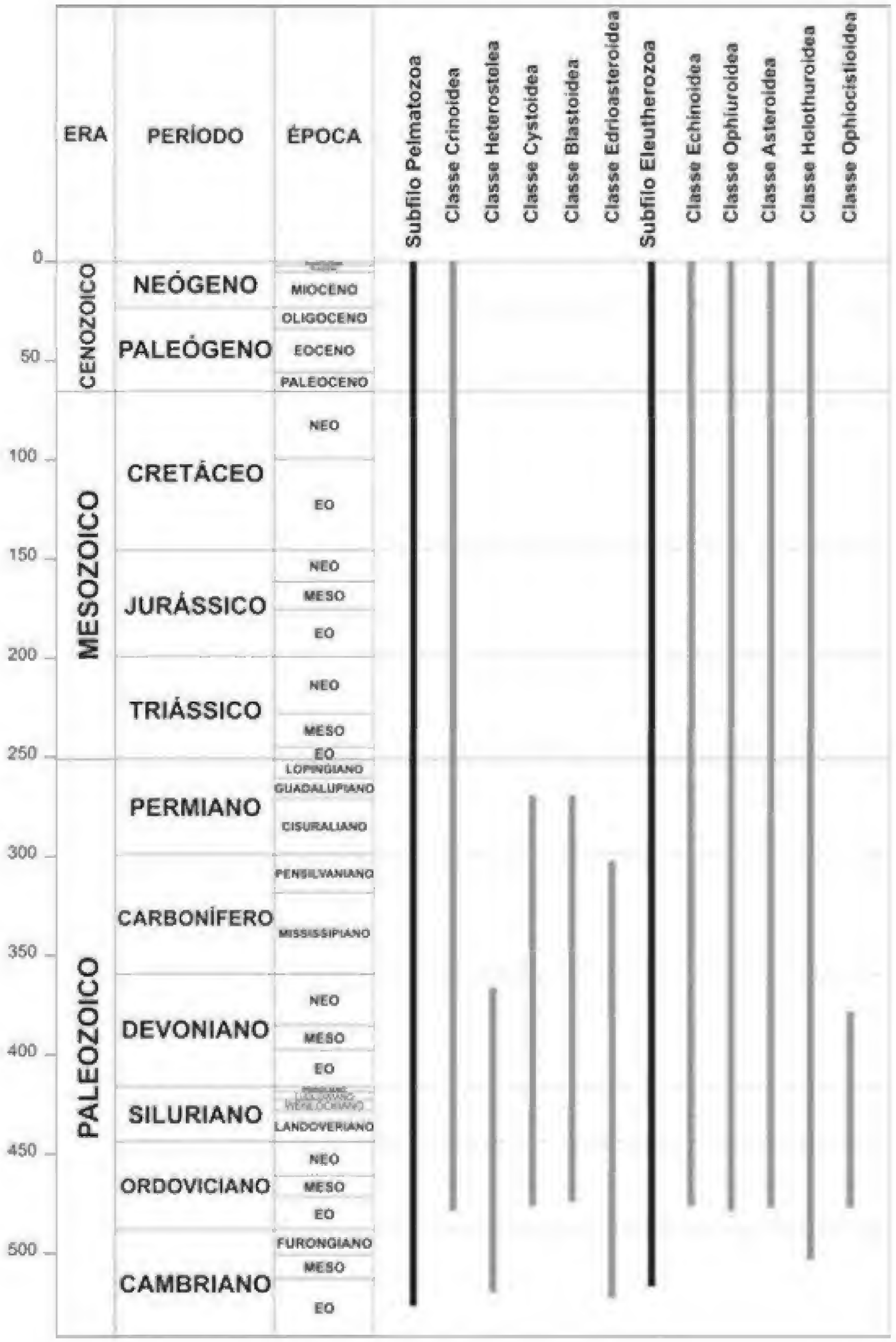


Figura 23.1 Distribuição estratigráfica dos Echinodermata.

- Subfilo Pelmatozoa (Cambriano–Recente)
  - Classe Crinoidea (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Aethocrinea (Ordoviciano Inferior a Médio)
    - Subclasse Camerata (Ordoviciano Inferior–Permiano)
    - Subclasse Cladida (Ordoviciano Inferior–Permiano Superior)
    - Subclasse Disparida (Ordoviciano Médio–Permiano Superior)
    - Subclasse Flexibilia (Ordoviciano Médio–Permiano Superior)
    - Subclasse Articulata (Carbonífero? ou Triássico–Recente)
  - Classe Heterostelea (Cambriano–Devoniano)
  - Classe Cystoidea (Ordoviciano–Permiano)
  - Classe Blastoidea (Ordoviciano–Permiano)
  - Classe Edrioasteroidea (Cambriano–Carbonífero)

- Subfilo Eleutherozoa (Cambriano?–Recente)
  - Classe Echinoidea (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Cidaroidea (Siluriano–Recente)
      - Ordem Cidaroida (Siluriano Superior–Recente)
    - Subclasse Euechinoidea (Carbonífero?–Recente)
      - Superordem Diadematacea (Carbonífero Inferior?–Recente)
        - Ordem Echinothuroida (Jurássico Superior–Recente)
        - Ordem Diadematoida (Jurássico Inferior–Recente)
    - Infraclasse Acroechinodea (Triássico Superior–Recente)
      - Superordem Echinacea (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Orthopsida (Jurássico Inferior–Cretáceo Superior)
        - Ordem Pedinoida (Triássico Superior–Recente)
      - Superordem Calycina (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Salenioida (Jurássico Superior–Recente)
        - Grupo Camarodonta
        - Ordem Temnopleuroida (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Echinoida (Cretáceo Superior?–Recente)
        - Ordem Phymosomatoida (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Arbacioida (Jurássico Médio–Recente)
      - Superordem Irregularia (Jurássico–Recente)
        - Ordem Holectypoida (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Clypeasteroida (Paleoceno superior–Recente)
      - Superordem Atelostomata (Jurássico–Recente)
        - Ordem Cassiduloida (Jurássico–Recente)
        - Ordem Holasteroida (Jurássico Inferior–Recente)
        - Ordem Spatangoida (Cretáceo Inferior–Recente)
  - Classe Ophiuroidea (Ordoviciano–Recente)
    - Subclasse Oegophiuridea (Ordoviciano Inferior–Recente)
      - Ordem Oegophiurida (Ordoviciano Inferior–Recente)
    - Subclasse Ophiuroidea (Devoniano Inferior–Recente)
      - Ordem Euryalida (Devoniano Inferior–Recente)
      - Ordem Ophiuroidea (Siluriano–Recente)
        - Subordem Ophiomyxina (Permiano Superior?–Recente)
        - Subordem Ophiuroidea (Permiano–Recente)
    - Infraordem Hemicuryalina (Jurássico–Recente)
    - Infraordem Chilophiurina (Paleozoico–Recente)
    - Infraordem Gnathophiurina (Jurássico Inferior–Recente)
    - Infraordem Ophiodermatina (Jurássico Inferior–Recente)
    - Infraordem Ophiolepidina (Jurássico Inferior–Recente)
  - Classe Asteroidea (Ordoviciano–Recente)
      - Ordem Platyasterina (Ordoviciano Médio–Recente)
      - Ordem Paxillosida (Ordoviciano Inferior–Recente)
      - Ordem Valvatida (Ordoviciano Inferior–Recente)
      - Ordem Spinulosida (Ordoviciano Médio–Recente)
      - Ordem Forcipulatida (Ordoviciano Inferior–Recente)
  - Classe Holothuroidea (Cambriano?–Recente)
      - Ordem Dendrochirotida (Ordoviciano–Recente)
      - Ordem Dactylochirotida (Devoniano Inferior–Recente)
      - Ordem Aspidochirotida (Carbonífero–Recente)
      - Ordem Elasipodida (Carbonífero–Recente)
      - Ordem Apodida (Carbonífero–Recente)
      - Ordem Molpadiida (Jurássico–Recente)
  - Classe Ophiocistioidea (Ordoviciano–Devoniano)

Subfilo Pelmatozoa
(Cambriano–Recente)

Talvez por ser a categoria mais primitiva, os pelmatozoários constituem o grupo onde a sistemática é, de certo modo, mais confusa. Alguns autores, como Smith (1984) e Aurich (1998), teceram uma série de considerações sobre a classificação deste grupo baseado em análises filogenéticas. A classificação aqui adotada é aquela apresentada por Aurich (1998).

A. Classe Crinoidea
(Ordoviciano–Recente)

Os crinoides, também conhecidos como lírios-do-mar, constituem a classe mais antiga e, em certos aspectos, mais primitiva de equinodermas. Surgiram no Ordoviciano, apresentando o ápice de diversidade ainda na era Paleozoica (Carbonífero), declinando em seguida, durante o Permiano. Hoje estão representados por um grande número de espécies, porém são bem menos numerosos quando comparados à diversidade no Paleozoico. A maior parte dos crinoides paleozoicos viviam fixados ao fundo do mar por uma coluna flexível, cimentados ao substrato, ou por meio de um sistema semelhante a raízes, enterrado no sedimento. São organismos que se alimentam essencialmente através de material em suspensão, coletados através dos pódios por meio do muco que secretam.

Morfologia

Os crinoides possuem simetria radial pentâmera, apresentando um corpo central, denominado cálice ou teca, de aspecto globoide, piriforme ou em forma de vaso, que protege a massa visceral, e apêndices com forma de braços (braquíolos). Na parte superior do cálice encontra-se o tegumento, no interior do qual se localiza a boca. Apresentam uma coluna ou talo constituído por discos de formato cilíndrico ou pentagonal, atravessados por um orifício central. Estas colunas atingiram algumas dezenas de metros nas formas paleozoicas. Os discos constituem, muitas vezes, os fragmentos mais comumente preservados nos sedimentos (figura 23.2A).

Classificação

A classificação dos crinoides baseia-se principalmente no arranjo das placas do cálice, na sua ornamentação externa e no número e padrão de ramificação dos braços. Reconhecem-se seis subclasses, das quais apenas uma tem representantes atuais (Aurich, 1998).

Subclasse Aethocrinea
(Ordoviciano Inferior a Médio)

Constituem os crinoides mais primitivos, sendo considerado um grupo parafilético a partir do qual todos os outros crinoides teriam evoluído. Apresentam arranjo aboral tricíclico, placas do cálice bem suturadas, braquíolos proximais livres ou parcialmente incorporados ao cálice; tegmento com placas não rígidas, boca provavelmente subtegmentar, e abertura anal através do tegmento; estruturas porosas presentes ou não; braços unisseriais livres, ramificados, não pinulados e não perfurados, e coluna tetrâmera ou pentâmera.

Subclasse Camerata
(Ordoviciano–Permiano)

Crinoides com placas do cálice tipicamente rígidas, braquíolos caracteristicamente posicionados no cálice, tegmento rígido, boca subtegmentar e abertura anal através do tegmento ou por um tubo anal. Estruturas porosas ausentes; braquíolos unisseriais ou bisseriais, pinulados ou não, não perfurados.

Subclasse Cladida
(Ordoviciano Inferior–Permiano Superior)

Apresentam cálices com placas fortemente suturadas, braquíolos proximais livres, tegmento não rígido, boca subtegmentar e abertura anal através do tegmento, em saco anal ou através do cálice. Estruturas porosas podem estar presentes. Braquíolos unisseriais, pinulados ou não, não perfurados. É considerado também um grupo parafilético de crinoides primitivos (Smith, 1984).

Subclasse Disparida
(Ordoviciano Médio–Permiano Superior)

Apresentam cálices tipicamente rígidos, com braquíolos proximais livres, com placas fortemente suturadas, braquíolos proximais livres, tegmento não rígido, boca subtegmentar e abertura anal através do tegmento ou em saco anal. Estruturas porosas presentes. Braquíolos unisseriais ou bisseriais, pinulados ou não, não perfurados.

Subclasse Flexibilia
(Ordoviciano Médio–Permiano Superior)

Apresentam cálice com suturas frouxas, braquíolos livres ou no cálice, não pinulados, unisseriais. Tegmento flexível; boca suprategmentar e abertura anal através do tegmento. Estruturas porosas ausentes.

Subclasse Articulata
(Carbonífero? ou Triássico–Recente)

Constitui a única subclasse ainda existente de crinoides. Apresentam cálices com placas fortemente suturadas. Braquíolos livres ou no cálice, unisseriais, pinulados e perfurados. Tegmento não rígido; boca suprategmentar e abertura anal através do tegmento.

Da Bacia de Sergipe foram descritas oito espécies de roveacrinídeos (figura 23.2B e figura 23.10M) do Cenomaniano ao Coniaciano (Formação Cotinguiba; Ferré *et alii*, 1996), destacando-se um espécime completo, *Roveacrinus spinosus*, do Turoniano (Ferré & Bengtson, 1997). *Erisocrinus*, *Ctenocrinus*, *Exaesyodiscus*, *Laudonomphalus* e *Monstrocrinus* foram gêneros descritos para o Paleozoico da Amazônia (Ferreira & Fernandes, 1989; Scheffler *et alii*, 2006) e *Ophiucrinus*, *Cyclcaudex*, *Crenatames* e *Laudonomphalus* foram gêneros descritos para o Devoniano da Bacia do Paraná (Scheffler & Fernandes, 2007a). Na costa brasileira atualmente destacam-se as espécies *Endoxocrinus parrae* (ordem Isocrinida), *Nemaster rubiginosa*, *Comactinia echinoptera*, *Tropiometra carinata*, *Crinometra brevispina* (ordem Comactulida) e *Desmocrinus conifer* (ordem Bouguerticrinida; Meyer *et alii*, 1978, Manso *et alii*, 2008).

B. Classe Heterostelea
(Cambriano–Devoniano)

Compreende os organismos ditos carpoides, exclusivamente paleozoicos, que compartilham o endoesqueleto calcítico. Engloba as antigas "classes" Ctenocystoidea, Stylophora, Homostelea e Homoiostelea, sendo um grupo que demanda ainda um profundo estudo taxonômico. São achatados, assimétricos a ligeiramente simétricos, não apresentando, contudo, quaisquer indicações de simetria radial. Pouco se sabe a respeito deste grupo; admite-se que a maioria vivia em ambientes marinhos calmos.

Morfologia

Corpo representado por uma teca oval ou subretangular constituída por muitas placas, a qual apresenta um apêndice característico denominado **aulacóforo**, supostamente um processo braquial (figura 23.2H). Pelo menos uma das faces apresenta-se coberta por placas grandes. Boca localizada na base do aulacóforo e ânus próximo à extremidade oposta.

No Brasil foram definidos dois gêneros de estiloforídeos, *Paranacystis* e *Australocystis*, ambos do Devoniano inferior da Bacia do Paraná (Caster, 1954, 1956).

C. Classe Cystoidea
(Ordoviciano–Permiano)

Compreende um importante grupo de equinodermas paleozoicos caracterizados pela presença

de uma teca constituída por numerosas placas apresentando poros distintos, os diplóporos, e braquíolos bisseriais. Supõe-se que tenham sido sedentários. Aparentemente não foi um grupo abundante; foram, porém, extremamente diversificados. A natureza das perfurações da teca tem importante papel taxonômico. Este grupo ainda não foi descrito no Brasil, sendo todas as famílias de ocorrência aparentemente restrita ao Hemisfério Norte.

Morfologia

Teca de forma oval, por vezes poligonizada, não diferenciada em cálice dorsal ou tegumento ventral. Poros apresentam-se sob duas formas, caracterizando duas ordens: distribuídos nos limites das placas (**rombóporos**, diagnósticos da ordem Rhombifera) (figura 23.2E, F), ou confinados à placa (ditos **diplóporos** e característicos da ordem Diploporita) (figura 23.2G). Poros simples, denominados **haplóporos** podem ocorrer associados aos outros dois tipos.

D. Classe Blastoidea
(Ordoviciano–Permiano)

Os blastoides constituem uma classe exclusivamente paleozoica de pequenos equinodermas onde, em sua maioria, o cálice apresenta menos de 25 mm de diâmetro. Estes animais distribuíram-se entre o Mesordoviciano e o Permiano, sendo a fauna conhecida na América do Sul muito pequena se comparada à de outros continentes (Scheffler & Fernandes, 2007b).

Morfologia

Simetria pentâmera fortemente desenvolvida, com arranjo uniforme das placas da teca (entre 18 e 21 placas) em quatro ciclos. Áreas ambulacrais munidas de vários pequenos **braquíolos** bisseriais. O talo, bastante frágil, chega a apresentar até 25 cm de comprimento (figura 23.2C, D). Boca localizada no centro da teca, posicionada para cima. Ânus localizado em posição interambulacral, próximo à boca. A teca pode apresentar outras aberturas relacionadas ao sistema respiratório.

No Brasil foram identificados para o Devoniano da Bacia do Paraná exemplares da ordem Fissiculata, gênero *Pachyblastus*? sp., assim como outros exemplares indeterminados da mesma ordem, além de espécimens referidos à ordem Spiraculata, família Pentremetidae.

E. Classe Edrioasteroidea
(Cambriano–Carbonífero)

Esta classe, restrita ao Paleozoico, compreende equinodermas que não possuem braços ou qualquer outra estrutura protuberante, apresentando, contudo, poros ambulacrais que sugerem a presença de pódios com âmpulas, como nos equinoides ou asteroides.

Morfologia

Teca pequena, ovalada ou arredondada, ligeiramente achatada, constituída por placas imbricadas, com sistema ambulacral quinquerradiado bem desenvolvido. Não apresentam colunas calcárias, sendo a fixação feita diretamente pela face ventral. Boca localizada na região central e ânus deslocado para a região posterior (figura 23.2I).

Este grupo ainda não foi registrado no Brasil, sendo sua ocorrência conhecida restrita ao Hemisfério Norte.

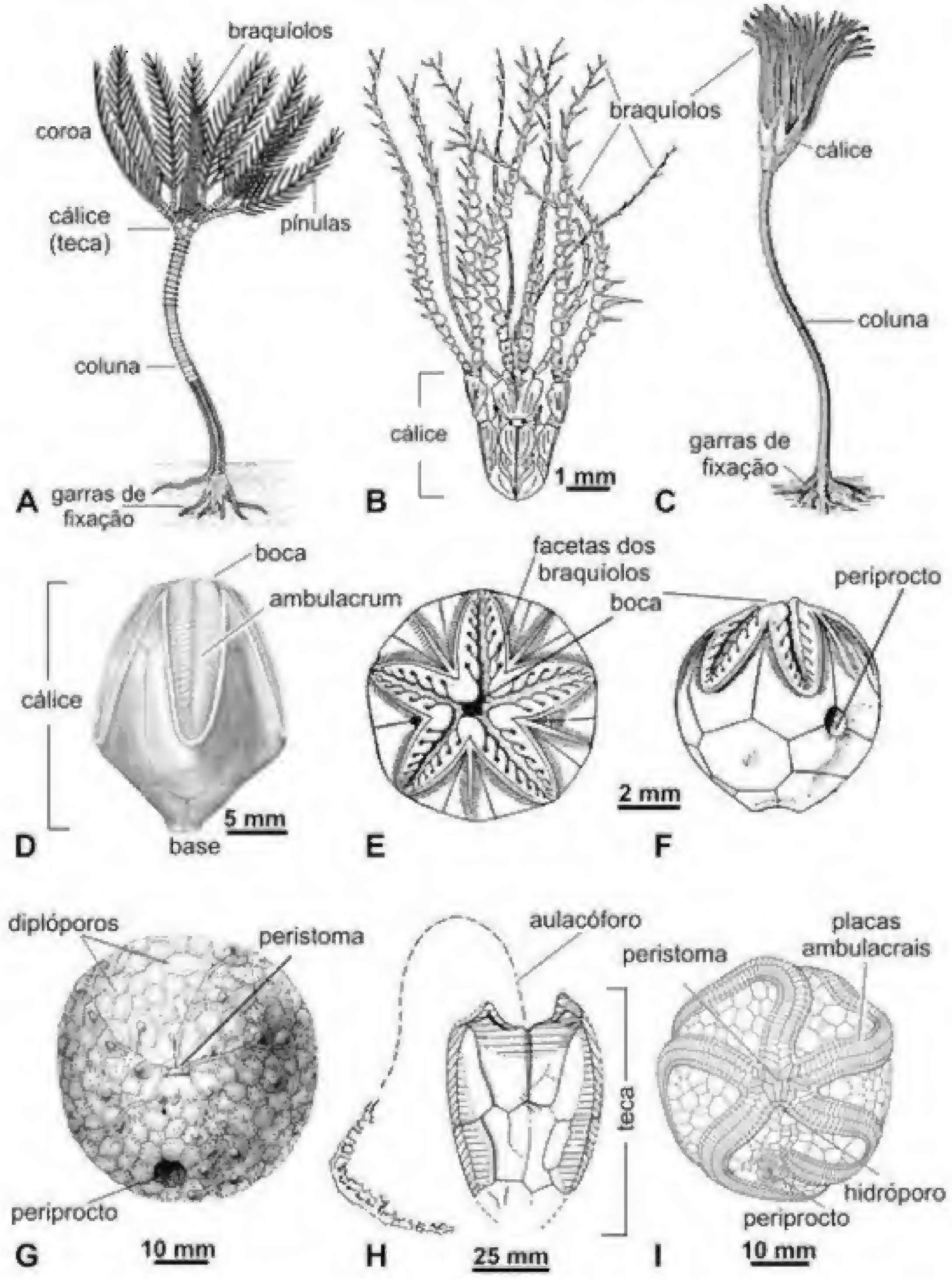

braquíolos
coroa
cálice
(teca)
pínulas
coluna
A
garras de
fixação
braquíolos
cálice
1 mm
B
cálice
coluna
garras de
fixação
C
boca
ambulacrum
cálice
5 mm
base
D
facetas dos
braquíolos
boca
E
periprocto
2 mm
F
diplóporos
peristoma
periprocto
10 mm
G
aulacóforo
teca
25 mm
H
placas
ambulacrais
peristoma
hidróporo
periprocto
10 mm
I

Figura 23.2 Aspectos morfológicos dos Pelmatozoa. (A) Reconstrução de um crinoide. (B) Crinoide, Roveacrinídeo, *Roveacrinus* sp., Turoniano de Sergipe, Brasil, reconstrução (Ferré & Berthou, 1994). (C) Reconstrução de um blastoide, *Orophocrinus* sp., Carbonífero dos Estados Unidos (Beaver *et alii*, 1967b). (D) Blastoide, *Pentremites symmetricus*, Carbonífero dos Estados Unidos, vista lateral do cálice (Beaver *et alii*, 1967b). (E), (F) Cistoide, Rhombifera, *Cystoblastus leuchtenbergi*, Ordoviciano da Rússia, vista oral e lateral (Beaver *et alii*, 1967a). (G) Cistoide, Diploporita, *Glyptosphaerites leuchtenbergi*, Ordoviciano da Suécia, vista oral (Beaver *et alii*, 1967a). (H) Estiloforídeo, *Paranacystis petrii*, Devoniano do Paraná, Brasil, face inferior (Caster, 1954). (I) Edrioasteroide típico, *Edrioaster bigsbyi*, Ordoviciano do Canadá, vista oral (Durham *et alii*, 1966).

Subfilo Eleutherozoa
(Cambriano?–Recente)

A. Classe Echinoidea
(Ordoviciano–Recente)

A classe Echinoidea contém um dos mais bem representados grupos fósseis de equinodermas, os equinoides. Conhecidos como ouriços-do-mar e também como bolachas-da-praia, são bastante comuns no litoral do Brasil, ocorrendo em diversos tipos de substratos, bem como no registro fóssil brasileiro.

Morfologia

Os equinoides apresentam uma carapaça globular ou discoide, coberta por muitos tubérculos e grânulos que servem à fixação e articulação dos numerosos espinhos que a cobrem (figura 23.3A). Estas carapaças são constituídas por pequenas placas, distribuídas em 20 colunas onde se alternam os pares ambulacrais, mais estreitos, que contêm os poros através dos quais os pódios do sistema vascular se expandem, e os pares interambulacrais, normalmente mais largos, onde se fixam os espinhos locomotores.

Os espinhos ou **radíolos** têm a função de locomoção, defesa e camuflagem, e articulam-se com a carapaça através dos tubérculos (figura 23.3B, C). Estão unidos a eles por meio de um delicado tecido orgânico facilmente decomposto após a morte do organismo, o que explica a raridade em encontrar-se espinhos articulados à carapaça nos fósseis. Apresentam uma grande variedade de tamanhos e formas, sendo sua estrutura interna útil à classificação taxonômica. O espinho pode ser dividido em três partes: um bastão longo, que pode ser liso, estriado ou ornamentado com costelas ou grânulos; um pescoço curto, situado em sua porção inferior, e a base. A articulação côncava situada em sua base é denominada **acetábulo**, fixando-o ao **mamelão** do tubérculo através de músculos.

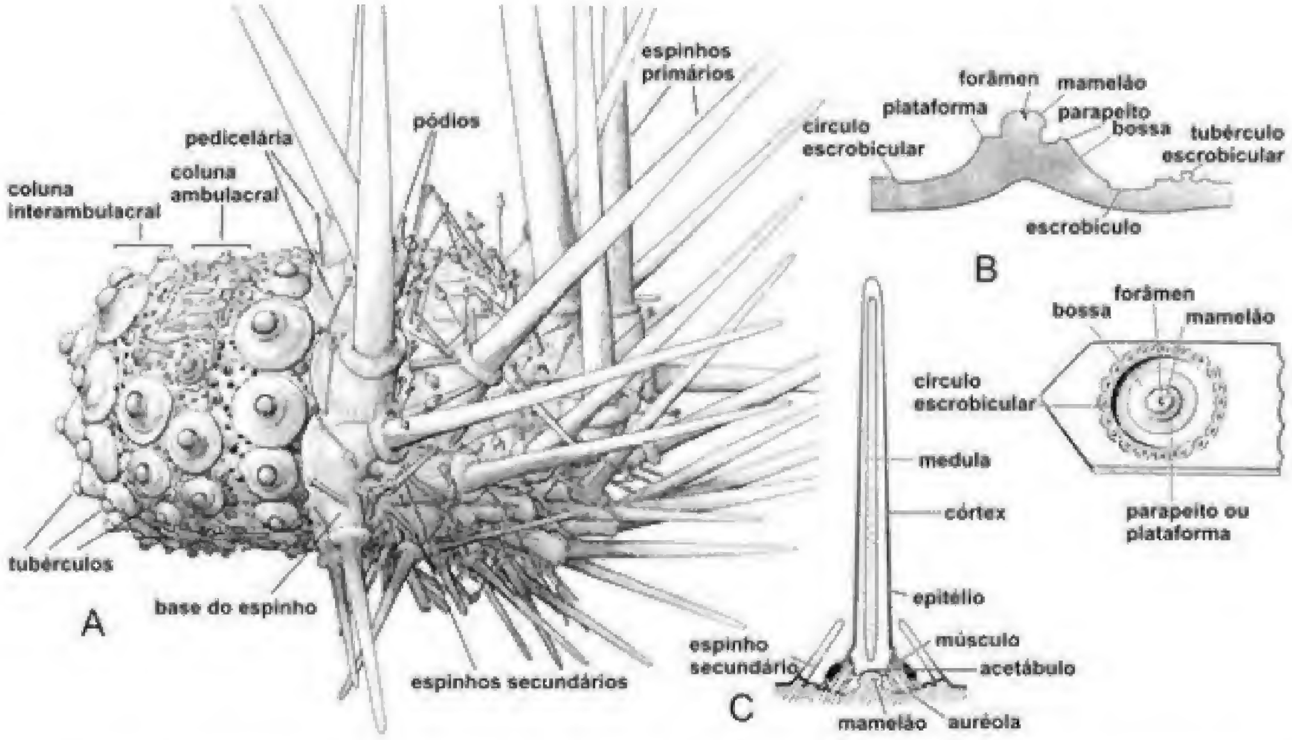

espinhos
primários
pódios
pedicelária
coluna
ambulacral
coluna
interambulacral
tubérculos
base do espinho
A
espinhos secundários
forâmen
mamelão
plataforma
parapeito
bossa
círculo
escrobicular
tubérculo
escrobicular
escrobículo
B
forâmen
bossa
mamelão
círculo
escrobicular
medula
córtex
parapeito ou
plataforma
epitélio
músculo
espinho
secundário
acetábulo
C
mamelão
auréola

Figura 23.3 Principais características morfológicas dos equinoides. (A) Carapaça – parte dos espinhos foram retirados para facilitar a visualização das estruturas da carapaça. (B) Morfologia externa das placas interambulacrais. (C) Espinho (adaptado de Durham *et alii*, 1966 e Hendler *et alii*, 1995).

Na parte superior da carapaça (região aboral) encontra-se o **sistema apical**, constituído por quatro **placas genitais**, cinco **placas oculares** e pela **madreporita**. Cada uma das placas genitais apresenta um pequeno e nítido poro (**gonóporo**) através do qual são liberados os espermatozoides ou óvulos quando o organismo atinge sua maturidade sexual. A **madreporita** (ou placa madrepórica) é, na verdade, modificação de uma destas placas: apresenta tamanho maior que as demais placas genitais e possui vários pequeninos poros, que têm a função de permitir a entrada de água para o **sistema vascular** (ou aquífero). As **placas oculares**, assim chamadas porque foram interpretadas anteriormente como portadoras de órgãos sensitivos, são perfuradas por um único pódio o qual é reconhecido atualmente como uma extensão terminal do sistema vascular aquífero radial (Hendler *et alii*,1995). A identificação de cada um dos ***ambulacra***, dos ***interambulacra*** e das placas que compõem o sistema apical é feita através de numeração que segue o sentido anti-horário, tendo como base que o *ambulacrum* anterior é o III; este sistema denomina-se **loveniano**. As zonas interambulacrais e as placas genitais são numeradas com algarismos arábicos (1-5), ao passo que as zonas ambulacrais e as placas oculares são identificadas por algarismos romanos (I-V). Passando-se um plano de simetria bilateral atravessando o periprocto (ânus) e o peristoma (boca) de um equinoide irregular, e posicionando-se o peristoma voltado para frente (posição anterior), a primeira placa ocular à direita é a de número I, a próxima, genital, é a de número 1, e assim por diante. Utilizando-se a madreporita (genital 2) como ponto de referência, pode-se aplicar este sistema também aos regulares. O **periprocto** pode situar-se no interior ou fora do sistema apical. Esta característica separa os equinoides em dois grandes grupos: os **endocíclicos** e os **exocíclicos**. (figura 23.4A, B).

Endocíclicos

Nos **equinoides endocíclicos** ou regulares (figura 23.4A), o periprocto encontra-se no centro do sistema apical e a boca, ou peristoma, situa-se radialmente oposta a ele, na porção inferior do organismo. Quando vivo, tanto o periprocto como o peristoma são em grande parte ocupados por um tecido espesso, coberto por pequenas placas. Em alguns grupos, como os cidaroides e os equinoturoides, as placas ambulacrais estendem-se sobre o peristoma como pequenas placas imbricadas, perfuradas. Outros grupos, com exceção dos cidaroides, possuem pequenos sacos bucais internos que emergem na borda externa do peristoma, adjacente à sutura adradial das zonas interambulacrais. Esta região é marcada por fendas muito nítidas ao longo da margem do peristoma, denominadas de **fendas bucais** ou **branquiais**.

Quando o periprocto não está em contato com as placas oculares, diz-se que o sistema apical é **dicíclico**; quando as placas oculares estão em contato com o periprocto, separando as placas genitais, o sistema apical é denominado **monocíclico**. Situações intermediárias podem também ocorrer, com as placas oculares posteriores em contato com o periprocto, sendo denominados **hemicíclicos** (figura 23.5A).

Os equinoides **endocíclicos** apresentam carapaça de formato hemisférico a subemisférico, com simetria pentarradial, mostrando cinco zonas ambulacrais e cinco zonas interambulacrais bem definidas, que estendem-se do sistema apical ao peristoma. Os pares de poros das placas das zonas ambulacrais situam-se próximos à margem externa destas placas, nas margens adambulacrais ou adradiais. Os poros podem ser pequenos e apresentar contorno circular, separados por uma pequena divisória, sendo denominados não conjugados, ou alongados e conectados por um sulco raso, portanto conjugados. Distinguem-se três zonas de sutura entre as colunas de placas: a linha de **sutura perradial** separa as duas colunas da zona ambulacral; a **sutura adambulacral** ou **adradial** separa as colunas das zonas ambulacrais das zonas interambulacrais, e a **sutura interradial** separa as duas colunas de placas das zonas interambulacrais (figura 23.4).

Os **tubérculos** apresentam uma estrutura esférica no seu centro, o **mamelão**, no qual ocorre a articulação com o espinho (figura 23.3B, C). O mamelão pode ser perfurado ou não perfurado; no primeiro caso apresenta um ligamento unindo a placa ao espinho. Situa-se numa protuberância cônica, a **bossa**, acima de um parapeito ou plataforma estreita, que pode ser lisa ou crenulada. Estas características são importantes do ponto de vista taxonômico. A bossa situa-se numa zona suavemente deprimida, denominada **auréola**, onde fixam-se os músculos responsáveis pela movimentação dos espinhos, que pode estar circundada por grânulos ou pequenos tubérculos secundários, denominados **escrobiculares**.

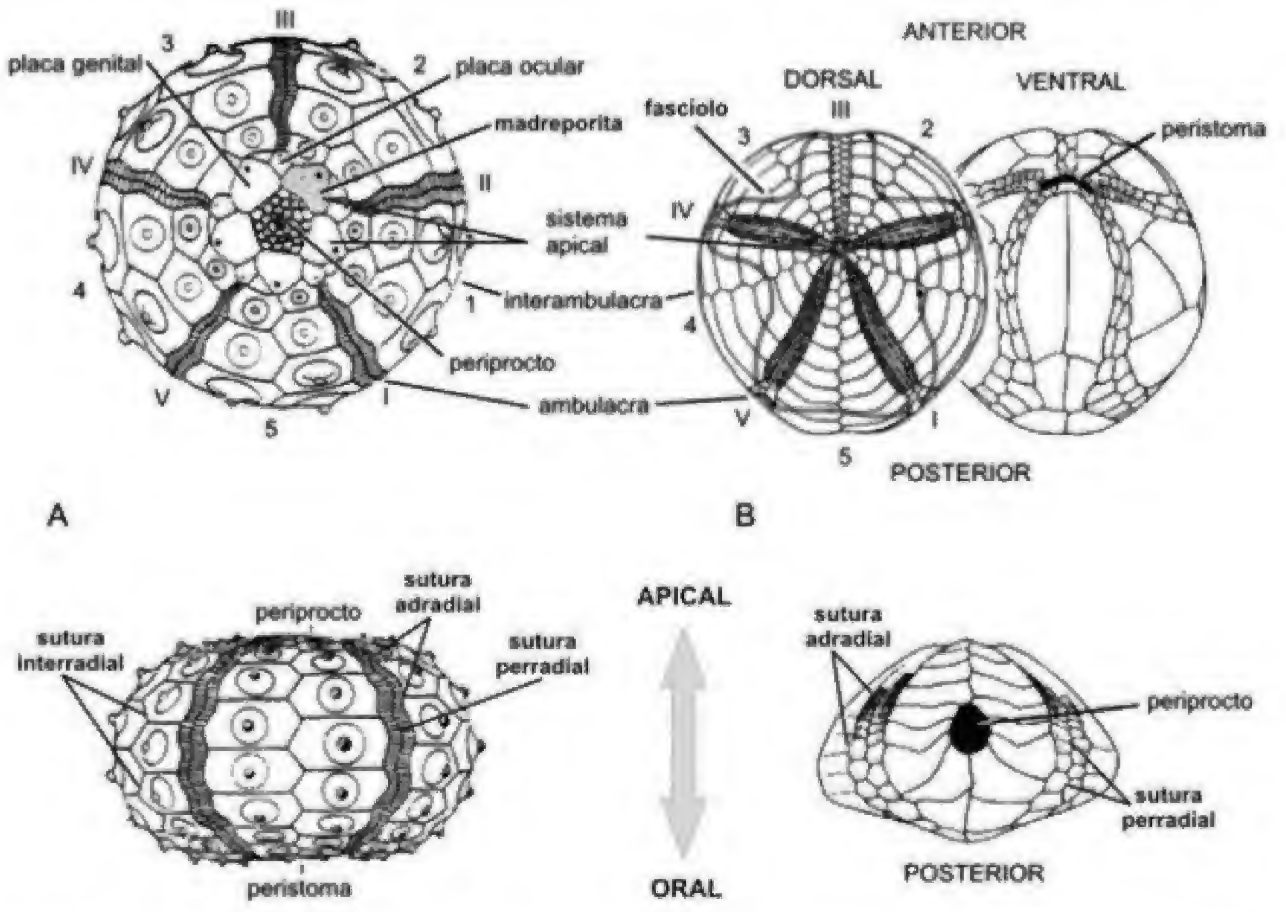


Figura 23.4 Aspectos morfológicos externos dos equinoides: (A) Regulares (endocíclicos) e (B) Irregulares ou exocíclicos (modificado de Durham *et alii*, 1966 e Seeling *et alii*, 2000).

Internamente à boca encontra-se uma estrutura complexa denominada de **lanterna-de-Aristóteles**, que atua como mandíbula, composta por cerca de 50 elementos esqueletais e diversos músculos, servindo principalmente para raspar o substrato. Os músculos que articulam a lanterna fixam-se ao **cinturão perignático**, uma estrutura interna formada pelas placas que circundam o peristoma. Existem quatro tipos básicos de lanterna nos equinoides regulares: cidaroide, aulodonte, estirodonte e camarodonte. A **lanterna cidaroide**, típica de todos os cidaroides, é estreita, com forâmen magnum pequeno e epífises pequenas, sem projeções, além da seção transversal do dente em forma de "U". A **lanterna aulodonte** é característica dos equinoturioides, diadematoides e pedinoides. Apresenta um forâmen magnum profundo, em forma de "V", epífises com pequenas projeções e seção transversal do dente em forma de "U". A **lanterna estirodonte**, característica dos arbacioides e salenioides, assemelha-se à aulodonte, porém apresenta seção transversal do dente em forma de "T". Na **lanterna camarodonte**, típica das ordens Temnopleuroida e Echinoida, o forâmen magnum é profundo, em forma de "V", e as epífises estão unidas entre si, formando um arco.

Exocíclicos

Nos **equinoides exocíclicos** ou irregulares (figura 23.4B), o periprocto encontra-se fora do sistema apical, deslocado em direção à região posterior. São equinoides bilateralmente simétricos, nos quais a lanterna-de-Aristóteles é reduzida ou está ausente. Neste caso, apresentam pequenos pódios ao redor do peristoma, que auxiliam na seleção dos alimentos. Equinoides deste grupo vivem enterrados totalmente ou parcialmente em areia ou sedimentos mais finos.

Em sua maioria apresentam as zonas ambulacrais com aspecto petaloide, restritas à porção superior da carapaça, cuja geometria é importante do ponto de vista taxonômico, sendo utilizadas para a passagem de pódios respiratórios. Normalmente o ***ambulacrum*** III é diferenciado em relação aos demais, variando também a geometria dos pares de poros deste ***ambulacrum***: os pódios nele presentes são responsáveis pela construção de canais respiratórios nas espécies que se enterram no sedimento. Equinoides espatangoides apresentam as pétalas tipicamente deprimidas; outros grupos podem apresentar todas as pétalas planas. Poros de maiores dimensões podem também estar presentes nos ***ambulacra*** posteriores, sendo utilizados para a passagem de pódios cuja função é a construção de condutos sanitários.

Possuem formas diversas e a carapaça coberta por numerosos pequenos espinhos, em geral de distribuição uniforme. Nos clipeasteroides (bolachas-da-praia) e cassiduloides, os espinhos são curtos e uniformes, inseridos em tubérculos pequenos, perfurados e crenulados, levemente deprimidos, e densamente distribuídos. Nos espatangoides e holasteroides, os espinhos são longos e delgados, inseridos em tubérculos sempre perfurados, com plataformas crenuladas ou não (sempre perfuradas nos holasteroides), mais densamente distribuídos na região aboral (superior) que na região oral (inferior). Os espatangoides podem apresentar faixas denominadas **fascíolos**, constituídas por espinhos muito finos, densamente distribuídos, terminados por extremidades cobertas por glândulas produtoras de muco, que os auxiliam a viver no interior de sedimentos muito finos. O muco gerado é espalhado sobre o organismo, impedindo que partículas finas caiam entre os espinhos e obstruam os orifícios. Os fascíolos auxiliam ainda a respiração, gerando correntes aquosas na superfície do organismo. A forma e distribuição dos fascíolos tem uma grande importância taxonômica.

O sistema apical é, de certo modo, semelhante ao dos equinoides endocíclicos, no número e arranjo das placas. Distingue-se, contudo, dois tipos: o sistema apical **etmolítico**, no qual a placa genital 2 (madreporita) é alongada, separando as placas genitais 4 e 1 (posteriores) e as placas oculares V e I (também posteriores); e o sistema **etmofrático**, no qual a placa genital 2 não chega a separar as placas genitais posteriores. Outros arranjos podem estar presentes (figura 23.5B).

Nos clipeasteroides e cassiduloides, o peristoma possui contorno circular ou pentagonal e está situado na superfície inferior, em posição central ou deslocado em direção à região anterior. O periprocto apresenta posicionamento variável, podendo estar localizado acima do **âmbitus** (região de maior circunferência horizontal da carapaça), alojado no sulco anal, pode situar-se na região posterior, numa face truncada, ou mesmo na superfície oral (como na maioria dos clipeasteroides).

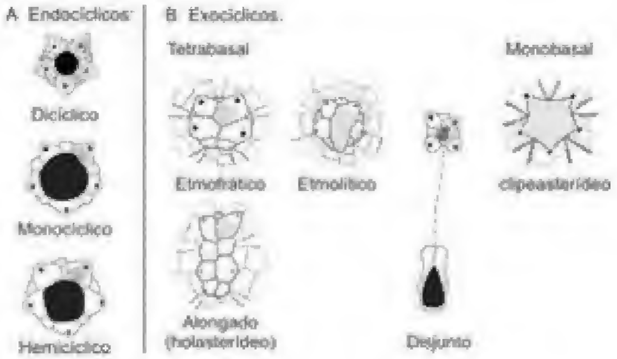


Figura 23.5 Tipos mais comuns de sistema apical: (A) Equinoides endocíclicos. (B) Equinoides exocíclicos (modificado de Durham *et alii*, 1966).

Nos espatangoides e holasteroides, o peristoma situa-se também na superfície inferior, no ponto em que convergem as cinco zonas ambulacrais, porém possui contorno oval ou em forma de crescente, com as extremidades arredondadas, bordejado posteriormente pelo ***labrum***. O periprocto, sempre posicionado na região posterior, pode estar acima do âmbitus, numa face vertical truncada ou em posição subambital. Em torno do peristoma, desenvolve-se o **plastrão**, que corresponde à expansão da zona interambulacral 5, apresentando, portanto, um posicionamento posterior. O plastrão apresenta-se total ou parcialmente coberto por tubérculos e espinhos. O arranjo das placas do plastrão é uma importante característica taxonômica, sendo distinto os arranjos **anfisterno**, **disjunto**, **protosterno**, **meridosterno** e **metasterno** (figura 23.6).

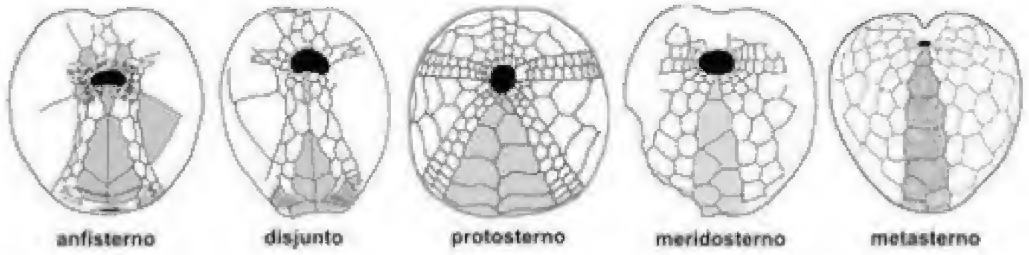


Figura 23.6 Tipos de plastrão encontrados nos equinoides espatangoides e holasteroides (em cinza).

Sistemática

A classe Echinoidea é dividida em duas subclasses: Cidaroidea e Euechinoidea, ambas com representantes até o Recente.

Subclasse Cidaroidea
(Siluriano–Recente)

Equinoides regulares, com carapaça subesférica, apresentando ***ambulacra*** constituídos por duas colunas, onde cada placa possui apenas um par de poros, e ***interambulacra*** muito amplos, onde cada placa mostra um grande tubérculo. Nestes tubérculos articulam-se espinhos grandes e grossos. Apresentam lanterna-de-Aristóteles e o peristoma sem fendas branquiais. As placas do sistema apical envolvem o periprocto.

Ordem Cidaroida
(Siluriano Superior–Recente)

Características como para a subclasse.

No Brasil, equinoides cidaroides fósseis são bastante frequentes na Bacia de Sergipe, tendo sido registradas as espécies *Phalacrocidaris branneri* e *Temnocidaris (Stereocidaris) malheiroi* (figura 23.10A), ambas do Aptiano–Albiano, Formação Riachuelo (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003; Manso & Lemos, 2008). Suas placas e espinhos desarticulados são importantes componentes bioclásticos desta formação. *Histocidaris*, *Prionocidaris* e *Phyllacanthus* foram descritos do Oligoceno–Mioceno da Formação Pirabas, Bacia do Pará-Maranhão (Brito, 1980; Morais, 1998). *Eucidaris tribuloides* é um cidaroide recente comum no litoral brasileiro.

Subclasse Euechinoidea
(Carbonífero?–Recente)

Engloba equinoides regulares e irregulares, com carapaça composta por cinco ***ambulacra*** e cinco ***interambulacra*** bicolunares. O periprocto pode estar no interior do sistema apical (morfologia endocíclica) ou deslocado em direção ao ***interambulacrum*** 5 (morfologia exocíclica). Lanternas e fendas branquiais podem ou não estar presentes.

Superordem Diadematacea
(Carbonífero Inferior?–Recente)

Carapaça subemisférica, com simetria radial. Placas ambulacrais simples ou compostas, no padrão diadematoide (composta por três elementos, dos quais o central é maior) ou arbacioide (ver ordem Arbacioida). Tubérculos primários perfurados. Periprocto endocíclico ou exocíclico. Lanterna presente, aulodonte (dentes de seção transversal em "U" e com parte superior fechada); fendas branquiais presentes.

Ordem Echinothuroida
(Jurássico Superior–Recente)

Carapaça hemisférica, baixa. Periprocto endocíclico; sistema apical dicíclico nos estágios iniciais, tornando-se monocíclico nos adultos. ***Ambulacra*** e ***interambulacra*** estendendo-se através do peristoma. Tubérculos não crenulados; espinhos estriados, normalmente ocos ou com preenchimento diferenciado. Fendas branquiais sutis ou ausentes.

Ordem Diadematoida
(Jurássico Inferior–Recente)

Carapaça subesférica, subemisférica ou de contorno ligeiramente pentagonal. Sistema apical monocíclico ou com as placas oculares anteriores (II, III e IV) sem contato com o periprocto; periprocto endocíclico. *Ambulacra* e *interambulacra* não estendem-se através do peristoma. Fendas branquiais presentes, bem desenvolvidas. Tubérculos primários perfurados, crenulados ou não, sem círculo escrobicular; espinhos cilíndricos, ocos, tipicamente ornamentados por espinhos menores arranjados em filas longitudinais regularmente espaçadas (arranjo verticilado).

Infraclasse Acroechinodea
(Triássico Superior–Recente)

Superordem Echinacea
(Jurássico Inferior–Recente)

Ordem Orthopsida
(Jurássico Inferior–Cretáceo Superior)

Sistema apical dicíclico, podendo, excepcionalmente, apresentar as placas oculares em contato com o periprocto. *Ambulacra* simples. Lanterna estirodonte. Tubérculos perfurados, não crenulados.

> *Orthopsis miliaris* é um equinoide muito abundante em alguns níveis do Albiano da Formação Riachuelo, ocorrendo ainda no Cenomaniano da Formação Cotinguiba, Bacia de Sergipe (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003; Manso & Lemos, 2008).

Ordem Pedinoida
(Triássico Superior–Recente)

Carapaça subesférica, subcônica alta ou subemisférica baixa ou de contorno ligeiramente pentagonal. Sistema apical dicíclico; periprocto endocíclico. *Ambulacra* e *interambulacra* não estendem-se através do peristoma. Fendas branquiais presentes, rasas. Tubérculos não crenulados; espinhos delicadamente estriados, às vezes farpados, porém não verticilados.

Superordem Calycina
(Jurássico Inferior–Recente)

Equinoides de carapaça subemisférica, com periprocto no interior do sistema apical; disco apical com uma ou mais placas suranais (presentes apenas nos camarodonta jovens). Placas ambulacrais compostas. Fendas branquiais, cinturão perignático e lanterna presentes nos indivíduos adultos; dentes em forma de quilha, apresentando hemipirâmide com forâmen magnum profundo. Espinho sólidos, com ou sem córtex externo, liso.

Ordem Salenioida
(Jurássico Superior–Recente)

Carapaça semelhante à dos cidaroides, com cada placa interambulacral apresentando um grande tubérculo primário, porém o sistema apical é bastante desenvolvido, apresentando uma ou mais placas suranais. Placas ambulacrais compostas, onde todos os elementos chegam à sutura perradial. *Ambulacra* estreitos. Periprocto posterior (deslocado em direção à placa genital 5) ou em direção à ocular I. Tubérculos primários crenulados, circundados por tubérculos escrobiculares. Lanterna estirodonte.

> Na Bacia de Sergipe, *Leptosalenia sergipensis* é distribuída desde o Aptiano superior da Formação Riachuelo até o Cenomaniano da Formação Cotinguiba (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003; Manso & Lemos, 2008). *Holosalenia bahiensis* foi descrita do provável Albiano superior da Formação Algodões, Bacia de Camamu, Bahia (Manso & Souza-Lima, 2007) (figura 23.10B).

Grupo Camarodonta

Disco apical não elevado em relação à carapaça; sistema apical hemicíclico ou dicíclico. Placas suranais presentes, algumas vezes apenas nos estágios jovens. Placas ambulacrais trigeminadas, com a inferior sempre maior. Tubérculos ambulacrais de tamanho similar aos tubérculos interambulacrais. Lanterna camarodonte, ou seja, apresentam os dentes em quilha, juntas com as porções superiores (forâmen magnum) fechadas.

Ordem Temnopleuroida
(Jurássico Inferior–Recente)

Carapaça normalmente apresenta cristas [illegible] ou sulcos radiais; fendas branquiais pro-

fundas e bem definidas nas carapaças não ornamentadas. Tubérculos não perfurados e crenulados.

> *Lythechinus variegatus* é um representante comum desta ordem no litoral brasileiro (figura 23.11A).

Ordem Echinoida
(Cretáceo Superior?–Recente)

Carapaça não esculturada; fendas branquiais rasas. Tubérculos não perfurados e não crenulados; espinhos sólidos. Cinturão perignático com aurículas fundidas na direção perradial.

> *Echinometra lucunter lucunter* é uma espécie comum no litoral do Brasil (figura 23.11C).

Ordem Phymosomatoida
(Jurássico Inferior–Recente)

Sistema apical não apresenta placas suranais. Tubérculos primários perfurados ou não, crenulados ou lisos. Placas ambulacrais do tipo "diadematoide" ou simples. Lanterna estirodonte.

> *Phymosoma binexilis* foi registrado do Albiano inferior ao superior da Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003; Manso & Lemos, 2008). Nesta Bacia ocorre ainda *Phymosoma baylei* no Turoniano, Formação Cotinguiba (Smith & Bengtson, 1991).

Ordem Arbacioida
(Jurássico Médio–Recente)

Sistema apical dicíclico. Tubérculos primários perfurados ou não, crenulados ou lisos, sendo os ambulacrais e interambulacrais de tamanho semelhante (exceto nos Hemicidaridae). Placas ambulacrais do tipo "arbacioide", ou seja, composta por três elementos, dos quais o adapical e adoral encostam na sutura adradial, mas não a perradial. Carapaça pode apresentar cristas radiais (epistromas). Lanterna estirodonte.

> Três espécies de Hemicidaridae foram registradas na Bacia de Sergipe (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003): *Tetragramma malbosi* (Aptiano superior ao Albiano superior, Formação Riachuelo), *Tetragramma deshayesi* (Albiano superior, Formação Riachuelo, e Cenomaniano, Formação Cotinguiba) e *Tetragramma? variolare* (Cenomaniano, Formação Cotinguiba). *Tetragramma malbosi* ocorre ainda no provável Albiano superior da Formação Algodões, Bacia de Camamu, Bahia (Manso & Souza-Lima, 2003). O Arbaciidae *Codiopsis castroi* ocorre no Maastrichtiano da Bacia de Pernambuco-Paraíba (Beurlen, 1966).

Superordem Irregularia
(Jurássico–Recente)

Periprocto situado fora do sistema apical. Carapaça constituída por placas simples (não compostas). Tubérculos primários geralmente perfurados e crenulados; espinhos ocos. Cinturão perignático e lanterna presentes nos indivíduos adultos.

Ordem Holectypoida
(Jurássico Inferior–Recente)

Carapaça hemisférica, globular ou ovoide. *Ambulacra* petaloide ou não, mais estreito que o *interambulacra*. Sistema apical monobasal (placas genitais aparentemente fundidas) ou apresentando quatro ou cinco placas genitais. Periprocto supramarginal ou inframarginal. Peristoma relativamente grande; fendas branquiais presentes. Lanterna presente; cinturão perignático composto por aurículas. Tubérculos perfurados e crenulados. Espinhos curtos e maciços.

> *Coenholectypus neocomiensis* e *Coenholectypus* sp. são espécies de holectipoides do Albiano inferior a superior da Formação Riachuelo e Cenomaniano basal da Formação Cotinguiba, Bacia de Sergipe (Smith & Bengtson, 1991; Manso & Lemos, 2008). *Coenholectypus* sp. é também encontrado no provável Albiano superior da Formação Algodões, Bacia de Camamu (Manso & Souza-Lima, 2003). Esta ordem é indicadora de ecossistemas protegidos, como aqueles encontrados próximos a barreiras recifais.

Ordem Clypeasteroida

(Paleoceno Superior–Recente)

Carapaça achatada ou ovoide, com *ambulacra* petaloide, tão amplo quanto o *interambulacra* na região oral. Sistema apical monobasal (placas genitais aparentemente fundidas). Peristoma pequeno, sem fendas branquiais. Lanterna presente. A carapaça apresenta normalmente suporte interno. Espinhos pequenos, curtos e muito numerosos.

Clipeasteroides são relativamente comuns no Mioceno da Formação Pirabas, Bacia do Pará-Maranhão (por exemplo, *Clypeaster concavus*, *Clypeaster subdepressus* e *Clypeaster lamegoi* (Brito & Ramires, 1974; Brito, 1979). *Mellita quinquiesperforata* (figura 23.11B) e *Leodia sexiesperforata* (figura 23.11E) são clipeasteroides muito comuns no litoral do Brasil.

Superordem Atelostomata

(Jurássico–Recente)

Periprocto situado fora do sistema apical; peristoma e sistema apical raramente opostos. Zona interambulacral posterior diferenciada em plastrão na superfície oral. *Interambulacra* mais largos que os *ambulacra* na superfície oral. Tubérculos primários geralmente perfurados e crenulados; espinhos ocos. Cinturão perignático, fendas branquiais e lanterna ausentes nos indivíduos adultos.

Ordem Cassiduloida

(Jurássico–Recente)

Ambulacra petaloide na região adapical; periprocto exocíclico. Filoides (região de poros ampliados na porção adoral dos *ambulacra*) e *bourrelets* (áreas interambulacrais infladas na região adoral) normalmente presentes. Sem mandíbulas ou fendas branquiais quando adultos.

Cassiduloides, embora não abundantes, são bastante diversificados na Bacia de Sergipe (Smith & Bengtson, 1991; Manso 2003), de onde foram registrados: *Collielypeus nettoanus* (Albiano superior), *Bothryopneustes?* sp. (Albiano médio), *Nucleopygus* cf. *similis* (Albiano superior), *Phyllobrissus freitasii* (Albiano inferior e superior), *Acriaster sergipensis* (Albiano superior) e *Pygorhynchus colombianus* (Albiano superior) (figura 23.10H). *Collielypeus* e *Acriaster* são gêneros definidos nesta Bacia (Smith & Bengtson, 1991). *Bothryopneustes araripensis* (figura 23.10I) e *Pygurus (Pygurus) tinocoi* (figura 23.10D) foram descritos do Aptiano–Albiano da Formação Santana, Bacia do Araripe (Manso, 2003; Manso & Hessel, 2007), *Petalobrissus cubensis* (figura 23.10G) foram registrados do Turoniano ao Campaniano da Bacia Potiguar (Smith & Bengtson, 1991) e para o Turoniano da Bacia de Sergipe-Alagoas (Smith & Bengtson, 1991; Andrade, 2007); *Petalobrisus* aff. *setifensis* ocorre do Turoniano ao Campaniano da Bacia Potiguar (Smith & Bengtson, 1991). O gênero *Echinolampas* foi descrito do Mioceno (Formação Pirabas) da Bacia Pará-Maranhão (Brito & Ramires, 1974).

Ordem Holasteroida

(Jurássico Inferior–Recente)

Equinoides com forte simetria bilateral, geralmente de contorno cordiforme. Sistema apical tipicamente alongado ou disjunto, sem placa genital 5. Pétalas nem sempre bem diferenciadas, com os pares não deprimidos. *Interambulacrum* posterior diferenciado formando um plastrão (protosterno, meridosterno ou metasterno). Fascíolos presentes. Lanterna e cinturão perignático ausentes.

Pseudholaster altiusculus foi descrito do provável Campaniano-Maastrichtiano da Bacia de Pernambuco-Paraíba (Brito, 1981a) e Albiano superior da Bacia de Sergipe (figura 23.10J); Manso, 2003; Manso & Souza-Lima, 2005). Desta última, foi descrito também *Pseudholaster tricarinatus* (Manso, 2003) e *Cardiaster batnensis* (Smith & Bengtson, 1991).

Ordem Spatangoida

(Cretáceo Inferior, Berriasiano–Recente)

Equinoides com forte simetria bilateral. Sistema apical etmofrático ou etmolítico, com até quatro gonóporos. Placas oculares II e IV não estão em contato com o periprocto, de modo que todas se tocam. *Interambulacrum* posterior diferenciado formando um plastrão anfisterno. Fascíolos presentes.

Espatangoides são, de certo modo, muito abundantes nas bacias sedimentares brasileiras. Da Bacia de Sergipe foram descritos *Douvillaster benguellensis* (Aptiano superior–Albiano inferior), *Hemiaster proclivus* (Albiano inferior a superior), *Hemiaster zululandensis* (Albiano superior) (figura 23.10C), *Micraster (Epiaster) dartoni* (Aptiano superior–Albiano médio), todos da Formação Riachuelo (Manso, 2003; Manso & Souza Lima, 2003a,b), e *Mecaster batnensis*, *Mecaster fourneli* (figura 23.10K) e *Mecaster africanus*, todos da Formação Cotinguiba (Smith & Bengtson, 1991). *Mecaster fourneli* ocorre também no Turoniano–Campaniano da Bacia Potiguar (Formação Jandaíra). *Linthia* e *Proraster dalli* (figura 23.10F) foram identificados no Maastrichtiano da Bacia de Pernambuco-Paraíba (Formação Gramame; Brito, 1981b; Manso & Souza-Lima, 2004) e *Toxaster collegnoi* foi descrito do provável Albiano superior da Bacia de Camamu (figura 23.10E). *Moira atropos* (Manso *et alii*, 2002) é um espantagoide recente encontrado no litoral do Nordeste brasileiro (figura 23.11D). *Agassizia excentrica* ocorre no litoral sul da Bahia (figura 23.11F).

B. Classe Ophiuroidea

(Ordoviciano–Recente)

Os ofiuroides são organismos extremamente ágeis e, frequentemente, são os equinodermas mais abundantes do bentos. Estas formas são conhecidas desde o Ordoviciano (±500 Ma) e estão distribuídas atualmente desde as zonas rasas, intermarés, até as regiões abissais em todos os mares. Servem muitas vezes de alimento para muitos peixes e outros animais marinhos, assim como têm papel na modificação do substrato. No bentos pretérito, um exemplo da importância destes organismos foi apresentada por Store (1997), que identificou várias espécies através do exame de centenas de vértebras, placas e fragmentos de braços, obtidos em afloramentos do Cretáceo da Bacia da Boêmia (República Checa). Seus estudos o levaram ainda a concluir que o plano estrutural básico da morfologia dos braços daqueles exemplares cretáceos coincide com o dos ofiuroides recentes.

Atualmente são conhecidas aproximadamente uma centena de espécies vivendo em praticamente todos os ambientes marinhos e estuarinos da costa brasileira, mas poucas são as espécies identificadas em nosso registro fóssil. Este fato pode estar relacionado à delicadeza de seu esqueleto que, logo após a morte, é atacado por organismos que exterminam as partes moles fazendo com que as placas rapidamente sejam desarticuladas. Outro fator que dificulta o conhecimento das espécies fósseis do Brasil seria a deficiência da pesquisa deste grupo, identificado principalmente através dos pequeninos ossículos (ou "vértebras") dos braços.

Morfologia

Morfologicamente os ofiuroides apresentam um disco com cinco ou mais braços, simples ou ramificados, compostos de placas recobertas por tecido. Nos braços são encontradas pequenas estruturas, os **pódios**, que auxiliam na obtenção de alimento, locomoção e algumas vezes nas trocas gasosas. A boca, localizada no centro da região ventral, se comunica com o estômago que não termina em ânus (figura 23.7). Desta forma, o estômago e as gônadas estão situados em uma **cavidade celomática perivisceral** preenchida por fluidos. Embriologicamente os ofiuroides se aproximam dos equinoides devido à semelhança em sua larva.

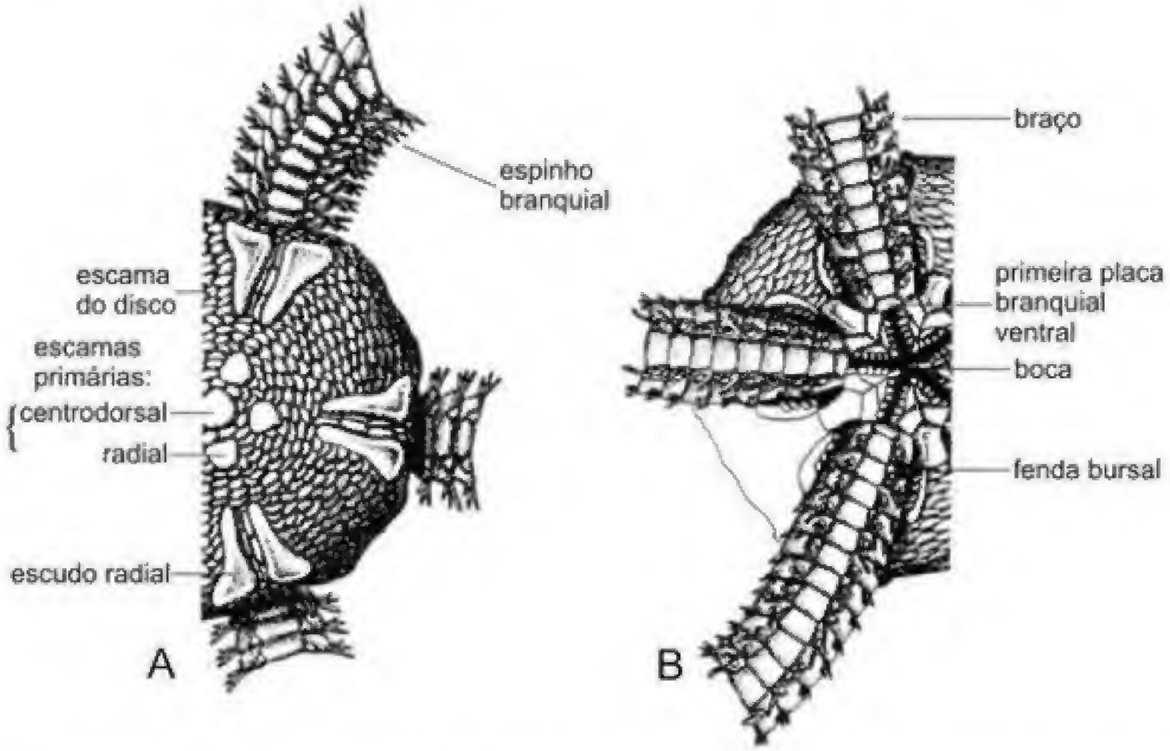


Figura 23.7 Morfologia dos ofiuroides. (A) Superfície dorsal do disco. (B) Superfície ventral de um disco (modificado de Hendler *et alii*, 1995).

Sistemática

Os ofiuroides, encontrados desde o Ordoviciano inferior, sofreram uma maior diversificação no Triássico e início do Jurássico como outras classes de equinodermas (Smith *et alii*, 1995). Embora existam controvérsias sobre a posição sistemática de alguns *taxa*, utiliza-se aqui a classificação baseada nestes autores.

Subclasse Oegophiuridea
(Ordoviciano Inferior–Recente)

Ordem Oegophiurida
(Ordoviciano Inferior–Recente)

Sulco hiponeural coberto por uma pele formando um canal não fechado pelas placas ventrais; disco coberto por pele com ou sem grânulos e escamas imbricadas. Nos Encrinasteridae as escamas da margem podem sofrer uma fusão para formar uma cerca estreita de ossículos. A madreporita é lateral nas formas primitivas, tendendo a se posicionar na região oral nas formas recentes. Sem escudos radiais ou orais; sem placas braquiais dorsais ou ventrais e sem placas genitais ou bursais. Cada raio possui apenas dois tentáculos bucais. Gônadas em duas séries estendidas ao longo da região proximal dos braços; cecos gástricos presentes ao longo dos braços. Placas braquiais laterais fundidas com as sublaterais por junção de seus componentes que podem ser reconhecidos em alguns casos. A região mais interna dos ossículos que estão fundidos são articulados com os ossículos axiais e podem sofrer uma rotação de forma a cobrir as placas.

No Brasil foi identificada a espécie *Encrinaster pontis* em sedimentos da Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná. Estes ofiuroides são muitas vezes confundidos com asteroides por possuírem cecos digestivos nos braços. *Encrinaster pontis* teria sido provavelmente característica de ambientes turvos e escuros com hábito epifaunístico e macrófago (Alves & Fernandes, 2001). Fell (1962, 1963) sugeriu que o gênero *Ophiocanops*, encontrado nos mares atuais, seria um fóssil vivo desta ordem.

Subclasse Ophiuroidea
(Devoniano Inferior–Recente)

Ordem Euryalida
(Devoniano Inferior–Recente)

Escudos radiais longos e estreitos; braços alongados simples ou ramificados. Placas laterais dos braços em posição ventral; espinhos braquiais na região ventral dos braços, servindo como escamas tentaculares. Articulação vertebral do tipo **estreptospôndila**, ou seja, ocorre através de uma junção esférica simples. "Fossas" musculares superiores dos braços muito mais desenvolvidas do que as inferiores (Tommasi, 1970a).

Na costa do Brasil esta ordem está representada pelas espécies *Astrocyclus caecilia* e *Astrophyton muricatum* (Tommasi, 1970a). No Paleoceno da Bacia de Pernambuco-Paraíba (Formação Maria Farinha) foram encontrados ossículos referidos a esta ordem (Tinoco, 1963).

Ordem Ophiuroidea
(Siluriano–Recente)

Sulcos ambulacrais fechados pelo crescimento das placas laterais na região oral em direção à linha média dos braços. Vértebras quase cilíndricas, geralmente com articulações **zigospôndilas**, ou seja, apresentam articulações compostas por diversos tipos de juntas que limitam os movimentos. Metades vertebrais opostas e unidas aos pares; placas ventrais e dorsais dos braços presentes exceto nas formas primitivas. Escudos radiais, placas genitais e escudos orais e adorais geralmente presentes; madreporita independente. O canal pétreo se abre no escudo oral.

Subordem Ophiomyxina
(Permiano Superior?–Recente)

Disco e braços cobertos por uma pele fina e macia que encobre placas e escamas. Escudos radiais rudimentares; placas braquiais laterais subventrais. Espinhos braquiais em posição ventral e lateral. Articulações vertebrais zigospôndila ou estreptospôndila; "fossa" muscular superior e inferior bem desenvolvida.

Ophiomyxa flaccida é uma espécie muito comum no litoral do Brasil.

Subordem Ophiuroidea
(Permiano–Recente)

Disco e braços recobertos por escamas, espinhos ou grânulos, às vezes por uma pele espessa. Escudos radiais e placas genitais articuladas por meio de uma saliência transversal em cada placa ou articuladas por meio de um pequeno soquete ao escudo radial e de um côndilo esférico na placa genital, ou ainda articulados por meio de dois côndilos e uma reentrância.

No Brasil, esta subordem está representada pelas espécies recentes *Ophiacantha cosmica* e *Ophiacantha vivipara*.

Infraordem Hemieuryalina
(Jurássico–Recente)

Disco e braços robustos; braços curtos que podem se enrolar. Vértebras sem poros, com articulações estreptospôndila.

No litoral do Brasil, ocorre a espécie *Ophichondrus stelliger*.

Infraordem Chilophiurina
(Paleozoico–Recente)

Escudos radiais pouco desenvolvidos nas formas primitivas; nas formas recentes, escudos radiais e placas genitais articuladas por dois côndilos e uma reentrância em cada placa. Placas peristomiais de tamanhos variados, normalmente duplas ou triplas; armação bucal com ou sem escudos laterais desenvolvidos; papilas orais desenvolvidas.

Na costa brasileira, um exemplo é a espécie *Ophiura fallax*.

Infraordem Gnathophiurina
(Jurássico Inferior–Recente)

Escudos radiais articulados por meio de um pequeno soquete no escudo radial e um côndilo de forma arredondada na placa genital. Placas genitais normalmente fixadas nas vértebras; escamas genitais pequenas e achatadas. Na parte interna de cada sulco genital ocorre uma pequena escama laminar, firmemente ligada ao escudo oral. Placas peristomiais geralmente pequenas e inteiras, às vezes, duplas. Armação bucal normalmente com placas laterais desenvolvidas; placas dentais inteiras, apresentando na região superior uma série vertical de poros inteiros ou divididos ao meio por uma barra vertical.

Este grupo está representado na costa brasileira com o maior número de espécies: *Amphilepis sanmatiensis*, *Amphiura* (*Ophionema*) *intricata*, *Amphipholis subtilis*, *Ophiothrix angulata*, *Ophiactis brasiliensis* (figura 23.11G), *Ophionereis reticulata*, *Ophiocoma echinata*, *Ophiopsila riisei* (Manso, 1988a, b, c; Manso *et alii*, 2008) e *Hemipholis elongata* (figura 23.11H).

Infraordem Ophiodermatina
(Jurássico Inferior–Recente)

Placa dental dividida em várias peças subiguais por fissuras transversais, com uma série vertical de depressões ao longo da linha mediana, sendo geralmente uma em cada peça. Placas orais alongadas. Áreas musculares abradial e adradial medianamente desenvolvidas. Braços inseridos lateralmente e firmemente fundidos ao disco, com grânulos recobrindo as escamas do disco e muitas vezes os escudos orais. Papila infradental impar no ápice da mandíbula.

Atualmente, no litoral brasileiro, são encontrados *Ophioderma apressa*, *O. cinereum* e *Ophioderma januarii*, dentre outras.

Infraordem Ophiolepidina
(Jurássico Inferior–Recente)

Placas dentais geralmente inteiras; placas orais alongadas. Área muscular abradial, pequena a média e inteira; área adradial medianamente desenvolvida. Segundo poro tentacular oral abrindo dentro da fenda oral.

Estes ofiuroides são encontrados da região intermarés até áreas mais profundas na costa brasileira. Entre outras espécies destacam-se *Amphipholizona delicata*, *Ophioplocus januarii*, *Ophiomisidium pulchellum* e *Ophiolepis paucispina* (Monteiro, 1990).

C. Classe Asteroidea
(Ordoviciano–Recente)

Os asteroides, popularmente conhecidos como estrelas-do-mar, são comuns nos mares desde o Ordoviciano. No Brasil estes organismos são atualmente bem representados, encontrados em costões rochosos, em formações recifais, e no interior de sedimentos arenosos e lamosos, da zona intermaré às regiões profundas.

No documentário fóssil brasileiro, entretanto poucas espécies foram registradas. A isto se deve a relativa fragilidade do esqueleto formado por diversos ossículos. De acordo com Blake & Sprinkle (1996), esqueletos bem preservados de asteroides estão entre os mais raros fósseis de invertebrados. Os asteroides possuem o corpo com simetria radial apresentando cinco ou mais braços, sulco ambulacral aberto, pódios com ampolas internas e a madreporita localizada na região aboral (figura 23.8). Alguns asteroides apresentam a superfície do corpo coberta por pequenas protuberâncias entre os ossículos, que funcionam como brânquias externas, denominadas pápulas.

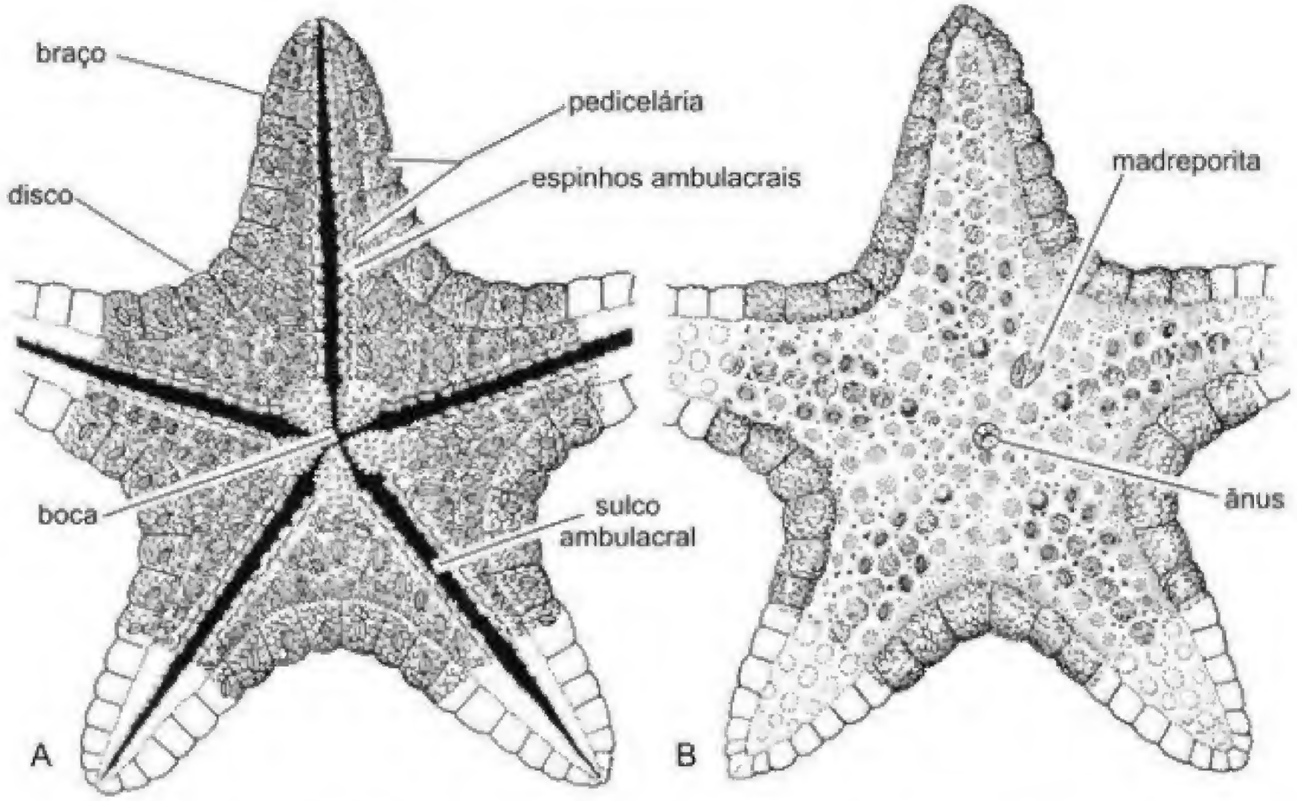


Figura 23.8 Morfologia dos asteroides: (A) Vista oral ou ventral. (B) Vista aboral ou dorsal (modificado de Spencer & Wright, 1966).

Sistemática

Ordem Platyasterina
(Ordoviciano Médio–Recente)

Ossículos dos braços dispostos em séries transversais regulares, saindo dos ossículos axiais. Apresentam cinco ou mais braços; pódios sem ventosas; ânus ausente. São considerados os mais primitivos, preferindo viver em substrato mole.

Atualmente, no litoral brasileiro, ocorrem *Luidia clathrata*, *Luidia senegalensis* e *Luidia scott* (Tommasi, 1970b); (figura 23.11I).

Ordem Paxillosida
(Ordoviciano Inferior–Recente)

Placas marginais bem desenvolvidas formando um bordo bem demarcado ao longo dos braços e na região interradial; pódios sem ventosas dispostos em duas fileiras. Superfície dorsal coberta por paxilas. Cinco braços; papulas pares na região abactinal; ânus presente ou ausente. Podem ser epibênticos ou se enterrar próximo à interface água-sedimento.

No registro fóssil esta ordem está representada, entre outras, pelas espécies: *Coulonia platyspina* (Hess & Blake, 1995), do Cretáceo Inferior do Marrocos e *Austrocratis acutispina* (Blake & Sprinkle, 1996), do Cretáceo Superior (Campaniano) do Texas. No litoral do Brasil ocorrem as espécies *Astropecten riensis* e *Astropecten cingulatus*.

Ordem Valvatida
(Ordoviciano Inferior–Recente)

Armação bucal do tipo adambulacral, com placas orais muito pequenas. Pódios com ventosas em duas e raramente quatro fileiras; pedicelários, quando presentes, valvados e com a base aprofundada no ossículo. Ânus presente.

Na costa do Brasil pode-se citar entre outras as espécies *Linkia guilding*, *Narcissia trigonaria* e *Oreaster reticulatus* (Tommasi, 1970b; Manso *et alii*, 2008). No Cretáceo da Bacia Potiguar (Turoniano, Formação Jandaíra) foi assinalada a ocorrência de *Crateraster* sp. (figura 23.10L; Manso, 2006).

Ordem Spinulosida
(Ordoviciano Médio–Recente)

Possui 5 a 18 braços. Placas marginais pouco desenvolvidas, não formando uma borda nítida; placas inferomarginais podem formar um ângulo ventrolateral. Pápulas também presentes no lado actinal; pódios com ventosas terminais posicionados em duas séries; normalmente sem pedicelárias. Ânus presente.

No registro fóssil brasileiro foi identificada *Henricia parahybensis* (Maury, 1930) no Cretáceo Superior (Maastrichtiano) da Bacia de Pernambuco-Paraíba. Entre as formas recentes identificadas no litoral brasileiro, destacam-se as espécies *Echinaster brasiliensis* e *Echinaster echinophorus* (Tommasi, 1970b).

Ordem Forcipulatida
(Ordoviciano Inferior–Recente)

Pode apresentar de 5 a 50 braços. Placas marginais tão desenvolvidas quanto as demais placas; pódios com ventosas terminais e dispostos em quatro fileiras. Possui pedicelárias em forma de pinças retas ou cruzadas. A maioria das formas é encontrada na região intermarés.

No registro fóssil, cita-se *Afraster scalariformis* (Blake, Breton & Gofas, 1996) do Coniaciano de Angola, África, e *Uraster janettae* (Maury, 1937) no Cretáceo Superior (Turoniano) da Bacia de Sergipe. Entre as espécies atuais, muito comuns no litoral brasileiro, destaca-se *Coscinasterias tenuispina* (Tommasi, 1970b).

D. Classe Holothuroidea
(Cambriano?–Recente)

Os membros desta classe diferem muito na aparência em relação aos demais equinodermas. Seu corpo não é visivelmente envolvido por um endoesqueleto calcário, e sim, por um tecido coriáceo ou macio. No entanto, após um exame atento deste tecido ao microscópio, são percebidos inúmeros ossículos em seu interior que constituem o endoesqueleto destes organismos. Dependendo da espécie, os ossículos constituem de 3 a 70% do peso seco das paredes do corpo. Os componentes desta classe estão distribuídos da zona infralitoral até grandes profundidades. Nos mares profundos, os holoturoides compõem 90% da biomassa do ecossistema (Hendler *et alii*, 1995). São vulgarmente conhecidos como pepinos-do-mar.

No registro fóssil estudos mais recentes têm tratado de depósitos de ossículos e estruturas destes organismos. No entanto exemplares completos preservados são raríssimos.

Morfologia

Os holoturoides atuais podem possuir o comprimento de alguns centímetros até dois metros. De uma forma geral, o corpo é cilíndrico, com a boca em uma extremidade e o ânus na outra. A boca está envolta por um anel com 10 a 30 tentáculos retráteis, que são pódios bucais modificados. Estes organismos são pentarradiados cujos raios percorrem toda a extensão do corpo. Os pódios são mais frequentes na superfície ventral (*trivium*) do que na dorsal (*bivium*). Algumas espécies simplesmente não possuem pódios no corpo. A madreporita é interna na grande maioria dos exemplares, e o sulco ambulacral fechado (figura 23.9).

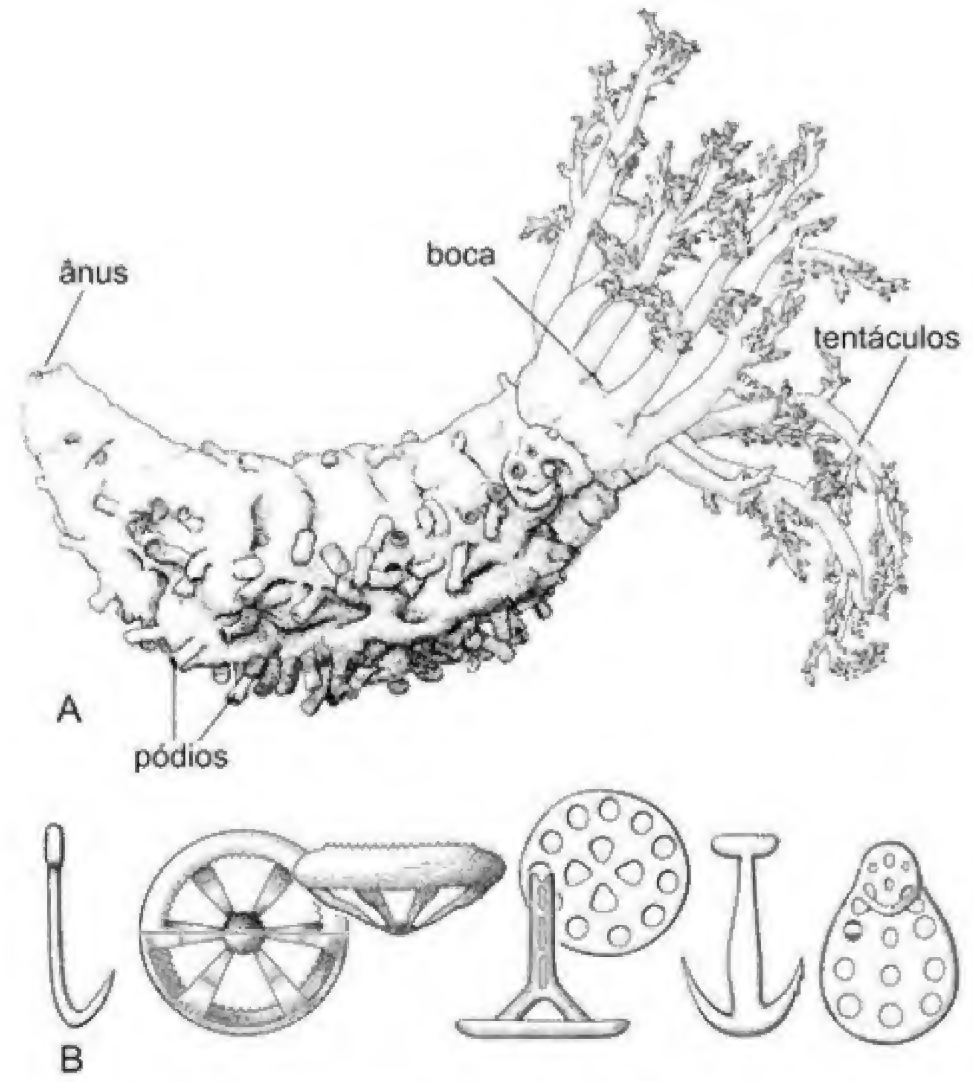


Figura 23.9 Aspectos morfológicos dos holoturoides: (A) Morfologia externa de um indivíduo recente (Hendler *et alii*, 1995). (B) Tipos de escleritos, aumentados em cerca de 50 vezes (modificado de Frizzell *et alii*, 1966).

Sistemática

A sistemática desta classe está baseada principalmente nos **escleritos** (ossículos do corpo), que são as partes encontradas com maior frequência (figura 23.9B). Desta forma foi criada uma sistemática paralela para a organização destas estruturas, pois são poucos os exemplares inteiros no registro fóssil.

No Brasil escleritos diversos, ainda não identificados, foram encontrados na Formação Pirabas, Eomioceno da Bacia do Pará-Maranhão.

Ordem Dendrochirotida
(Ordoviciano–Recente)

As paredes do corpo são relativamente densas, entretanto podem ser macias ou firmes. Apresentam um colar de tecido flexível atrás dos tentáculos com a função de retraí-los para o interior do corpo pela ação de músculos retratores. Estes tentáculos são ramificados ou dentríticos. O par ventral é geralmente o menor. Os menores tentáculos são observados naquelas espécies com um maior número de tentáculos. O anel calcário pode ser simples ou com processos posteriores diversificados bem desenvolvidos. Dois tufos de gônadas separadas também são característicos.

> Como exemplo desta ordem ocorrendo atualmente no litoral brasileiro cita-se, entre outros, *Cucumaria pulchellum*, *Duasmodactyla seguroensis* e *Pseudothyone belli*.

Ordem Dactylochirotida

(Devoniano Inferior–Recente)

O corpo geralmente possui a forma em "U". É revestido por uma carapaça de placas sobrepostas ou contínuas de aproximadamente 1 mm de diâmetro. A boca e o ânus são dirigidos para a região dorsal. O anel calcário é sempre simples, sem processos posteriores complexos.

> No registro fóssil ocorre o exemplar completo de *Paleocucumaria hunsrueckiana*, do Devoniano inferior da Alemanha (Frizzell *et alii*, 1966).

Ordem Aspidochirotida

(Carbonífero–Recente)

Nesta ordem as paredes do corpo são espessas e os exemplares apresentam simetria bilateral definida. A superfície ventral em algumas espécies possui numerosos pódios locomotores; em outras é achatada como uma sola. Os pódios dorsais são frequentemente modificados para formar papilas (verrugas). Possuem geralmente 20 tentáculos que terminam em uma estrutura circular.

> Como exemplo fóssil têm-se *Protalothuria armata*, do Jurássico da Alemanha (Frizzell *et alii*, 1966). No litoral do Brasil *Holothuria* (*Halodeima*) *grisea* é uma espécie de ocorrência comum.

Ordem Elasipodida

(Carbonífero–Recente)

A superfície dorsal do corpo apresenta processos sensoriais alongados. Não possuem árvore respiratória. A madreporita se abre externamente. A maioria das espécies conhecidas ocorre em grandes profundidades.

Ordem Apodida

(Carbonífero–Recente)

Os exemplares desta ordem apresentam a parede do corpo delgada e com 10 a 20 tentáculos digitados ou pinulados complexos. Não possuem pódios nem árvore respiratória.

> Esta ordem está representada no registro fóssil principalmente por escleritos dissociados de várias famílias e também por um fóssil completo, *Pseudocaudina brachyura*, do Jurássico na Alemanha (Frizzell *et alii*, 1966).
>
> Os registros de escleritos fósseis desta ordem no Brasil foram feitos no Paleoceno da Bacia de Pernambuco-Paraíba e atribuídos ao paragênero *Calcancora beurleni e Calcancora* sp. (Tinoco, 1963; Frizzell *et alii*, 1966).

Ordem Molpadiida

(Jurássico–Recente)

São organismos de corpo espesso e liso, com a região posterior estreita como uma cauda. Possuem geralmente 15 tentáculos digitados ou pinados simples. Normalmente os exemplares não possuem pódios. Os canais radiais terminam posteriormente em uma pequena papila anal. Apresentam árvores respiratórias.

> Como exemplo desta ordem na costa brasileira, destaca-se *Paracaudina chilensis obesacauda*.

E. Classe Ophiocistioidea

(Ordoviciano–Devoniano)

Esta é a única classe extinta de eleutozoários, restrita ao Paleozoico, e ainda pouco conhecida. Apresentavam o corpo totalmente envolto por placas (exceto o peristoma), como nos equinoides, ou apenas em um dos lados, o dorsal. Não apresentavam braços como os asteroides ou crinoides, mas órgãos tubulares ocos, cobertos por pequenas placas imbricadas, interpretados como pódios.

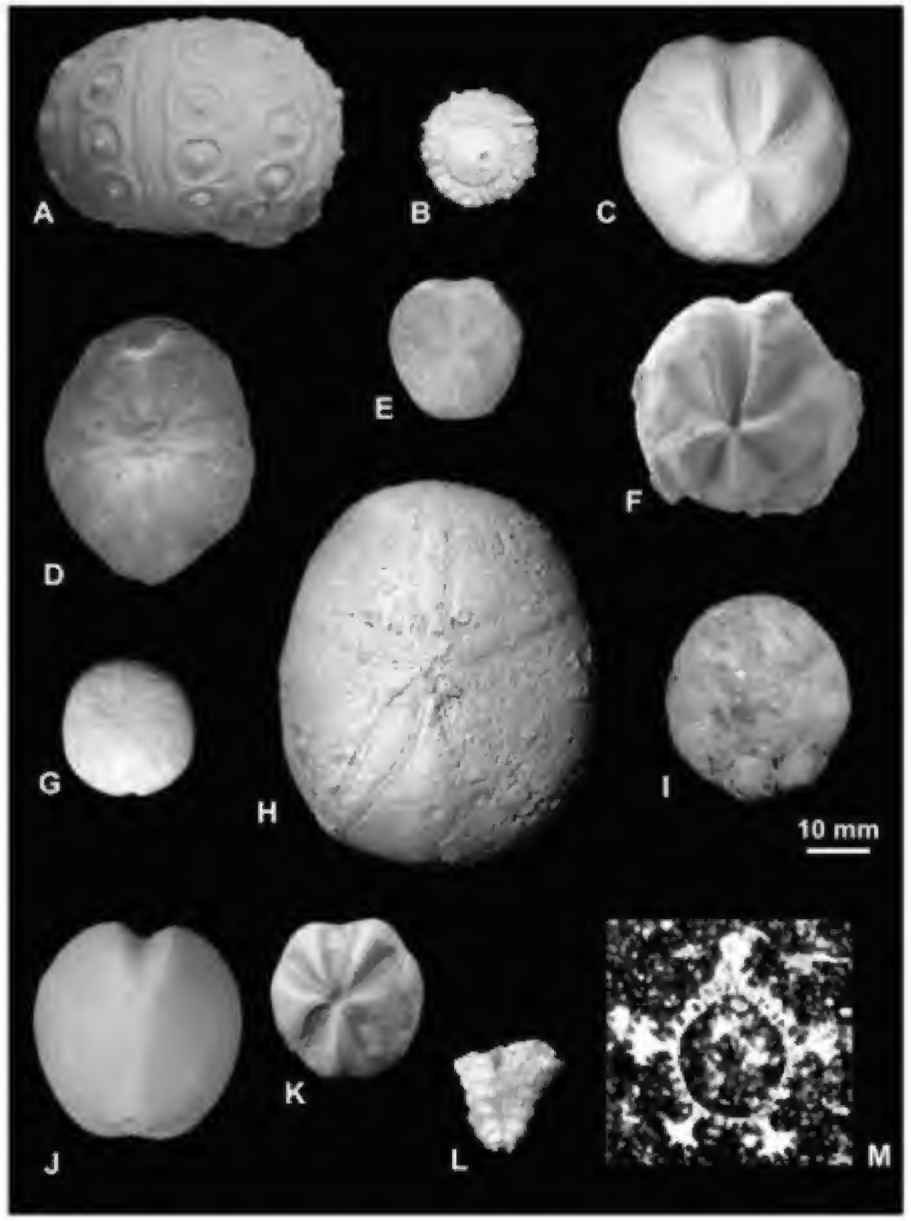


Figura 23.10 Aspectos morfológicos de equinodermas fósseis do Brasil. Echinoidea: (A) *Temnocidaris (Stereocidaris) malheiroi*, Albiano médio da Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe (Exemplar FPH-410-I). (B) *Holosalenia bahiensis*, provável Albiano superior da Formação Algodões, Bacia de Camamu, Bahia (Exemplar FPH-461-I). (C) *Hemiaster zululandensis*, Albiano superior da Bacia de Sergipe (Exemplar FPH-341-I). (D) *Pygurus (Pygurus) tinocoi*, Aptiano–Albiano da Formação Santana, Bacia do Araripe (Exemplar IG-UFPE-997). (E) *Toxaster collegnoi*, Albiano superior da Formação Algodões, Bacia de Camamu (Exemplar FPH-457-I). (F) *Proraster dalli*, Maastrichtiano da Formação Gramame, Bacia de Pernambuco-Paraíba (Exemplar FPH PF-01-02). (G) *Petalobrissus cubensis*, Turoniano ao Campaniano da Bacia Potiguar (Exemplar FPH-1504-I). (H) *Pygorhynchus colombianus*, Albiano superior da Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe-Alagoas (Exemplar FPH-382-I). (I) *Bothryopneustes araripensis*, Aptiano–Albiano da Formação Santana, Bacia do Araripe (Exemplar IG-UFPE-998). (J) *Pseudholaster altiusculus*, parte mais superior do Albiano superior da Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe-Alagoas (Exemplar FPH-349-I). (K) *Mecaster fourneli*, Turoniano da Formação Cotinguiba, Bacia de Sergipe-Alagoas (Exemplar FPH-1446-I). Asteroidea: (L) *Crateraster*? sp, Turoniano inferior da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar (Exemplar FPH-1413-I). Crinoidea: (M) *Roveacrinus* sp. aff. *Geinitzi*, Cenomaniano da Formação Cotinguiba, Bacia de Sergipe-Alagoas (35x; foto Berthou & Bengtson, 1988). Barra de escala igual a 10 mm para todos os exemplares, exceto (M). FPH = Fundação Paleontológica Phoenix, Aracaju, Sergipe; IG-UFPE = Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

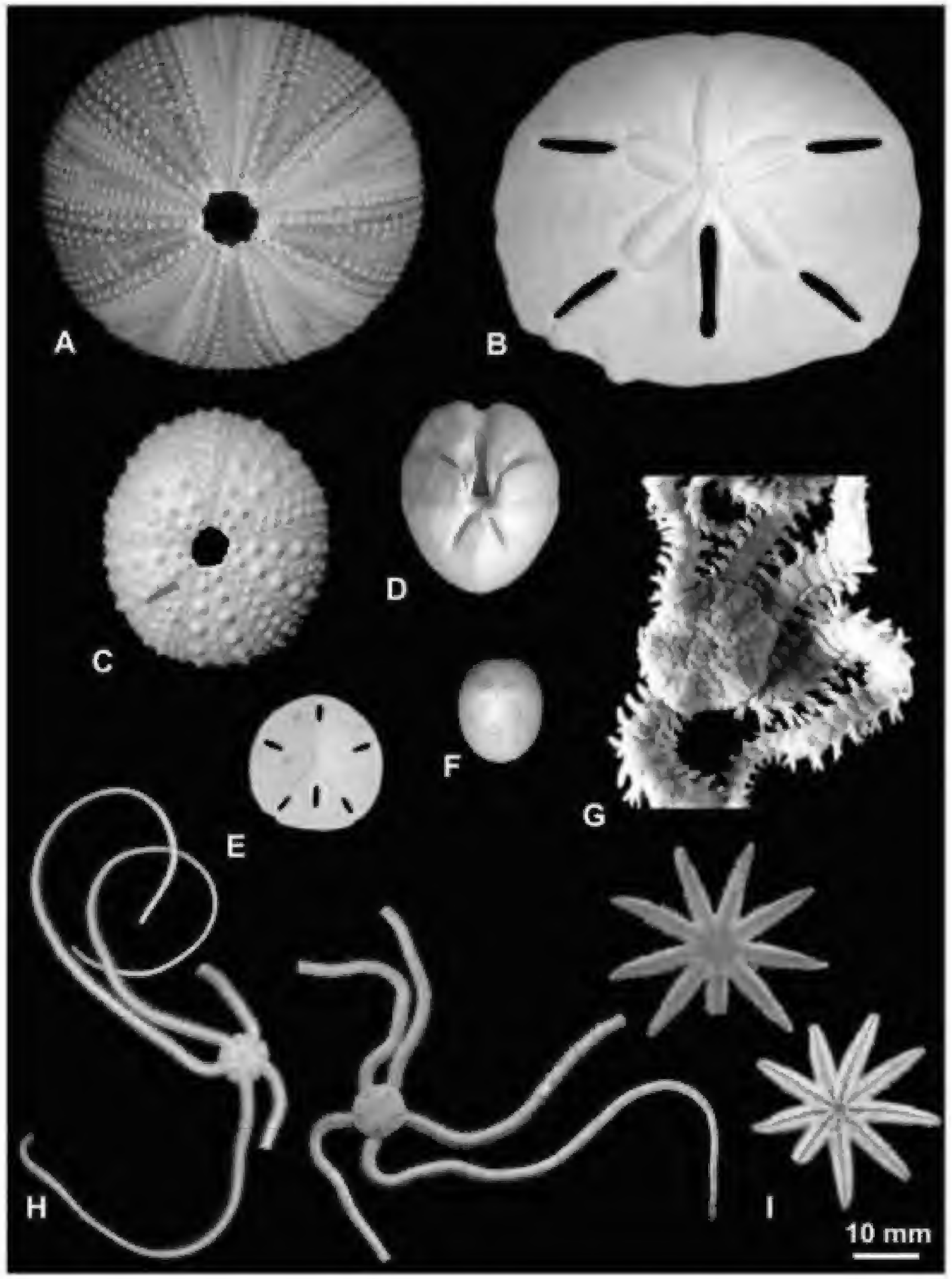


Figura 23.11 Aspectos morfológicos de equinodermas recentes do Brasil. Echinoidea: (A) *Lythechinus variegatus*, Recente, Bahia (Exemplar FPH-1-IR). (B) *Mellita quinquiesperforata*, Recente, Maranhão (Exemplar FPH-2-IR). (C) *Echinometra lucunter lucunter*, Recente, Bahia (Exemplar FPH-3-IR). (D) *Moira atropos*, Recente, Sergipe (Exemplar FPH-4-IR). (E) *Leodia sexiesperforata*, Recente, Bahia (Exemplar FPH-7-IR). (F) *Agassizia excentrica*, Recente, Bahia (Exemplar FPH-8-IR). Ophiuroidea: (G) *Ophiactis brasiliensis*, Recente, Rio de Janeiro (Exemplar FPH-9-IR). (H) *Hemipholis elongata*, Recente, Sergipe (Lote FPH-5-IR). Asteroidea: (I) *Luidia* sp., Recente, Bahia (Lote FPH-6-IR). FPH = Fundação Paleontológica Phoenix, Aracaju, Sergipe.

Aplicações

Por serem organismos predominantemente bentônicos, a distribuição dos equinodermas é muito influenciada pelos fatores ecológicos do ambiente onde vivem, como o tipo do substrato, salinidade, temperatura e turbidez da água. Por isso, sua distribuição é normalmente restrita a certos tipos de ambientes e, consequentemente, de fácies. Além disto, por apresentarem uma evolução muito lenta ao longo do tempo geológico, não são bons fósseis-guia, apresentando pouca aplicação bioestratigráfica. Por outro lado, estas restrições fazem com que sejam bons indicadores paleoecológicos, sendo, portanto, uma excelente ferramenta para a reconstrução dos antigos ambientes onde eles viveram.

Contudo, alguns grupos, particularmente os crinoides, desempenham um importante papel na bioestratigrafia do Paleozoico. Na Bacia de Sergipe-Alagoas, algumas espécies de roveacrinídeos possuem distribuição estratigráfica bastante restrita, representando um potencial bioestratigráfico ainda a ser explorado na sua estratigrafia (Ferré & Berthou, 1994; Ferré & Bengtson, 1997). Este grupo pode também ser utilizado como indicadores paleoambientais de sedimentos de plataforma externa e/ou talude. Na Bacia de Sergipe, a abundância dos roveacrinídeos no intervalo Cenomaniano–Coniaciano reflete as condições anóxicas que predominaram na região àquela época, favoráveis ao seu desenvolvimento (Souza-Lima & Manso, 2000).

Algumas ordens de equinoides têm-se mostrado como potenciais indicadores bioestratigráficos, como ocorre com os espatangoides da Bacia de Sergipe-Alagoas (Smith & Bengtson, 1991; Manso, 2003). Algumas espécies, como, por exemplo, *Douvillaster benguellensis*, são excelentes indicadores de condições anóxico-disóxicas nessa bacia (Manso & Souza-Lima, 2003).

De forma equivalente, o estudo da biologia dos asteroides, ofiuroides, holoturoides e demais equinodermas recentes permite entender o ambiente no qual viviam seus ancestrais.

Referências

ALVES, S. L. S. & FERNANDES, A. C. S. 2001. Considerações sobre a presença de *Encrinaster pontis* (Clarke, 1913) (Echinodermata-Ophiuroidea-Oegophiurida) na Formação Ponta Grossa (Devoniano da Bacia do Paraná). *In:* Congresso Brasileiro de Paleontologia, 17, 5-9 de agosto de 2001, Rio Branco, Acre. Sociedade Brasileira de Paleontologia. *Boletim de Resumos*, p. 103.

ANDRADE, E. J. 2007. Ocorrência do equinoide *Petalobrissus cubensis* (Weisbord, 1934) no Turoniano (Cretáceo superior) de Sergipe. *In*: SOUZA-LIMA, W. & MANSO, C. L. C. (coords.), Paleo 2007, Itabaiana, Sergipe, Fundação Paleontológica Phoenix, Universidade Federal de Sergipe, Resumos, p. 5.

AUSICH, W. A. 1998. Early Phylogeny and Subclass Division of the Crinoidea (Phylum Echinodermata). *Journal of Paleontology*, *72*(3): 499-510.

BEAVER, H. H.; DURHAM, J. W.; FAY, R. O.; KESLING, R. V.; MACURDA JR., D. B.; MOORE, R. C.; UBAGHS, G. & WANNER, J. 1967a. Crinozoans. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata 1, General characters, Homalozoa – Crinozoa (except Crinoidea).* Geological Society of America, University of Kansas, p. S85-S267.

BEAVER, H. H.; FAY, R. O.; MACURDA Jr., D. B.; MOORE, R. C. & WANNER, J. 1967b. Blastoids. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata 1, General characters, Homalozoa – Crinozoa (except Crinoidea).* Geological Society of America, University of Kansas, p. S297-S455.

BEURLEN, K. 1966. Novos equinoides no Cretáceo do Nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *38*(3/4): 455-464.

BLAKE, D. B. 1987. A classification and phylogeny of post-Paleozoic sea stars (Asteroidea: Echinodermata). *Journal of Natural History*, *21*: 481-528.

BLAKE, D. B.; BRETON, G. & GOFAS, S. 1996. A new genus and species of Asteriidae (Asteroidea: Echinodermata) from Upper Cretaceous (Coniacian) of Angola, Africa. *Paläontologie Zeitschrift*, *70* (1/2): 181-187.

BLAKE, D. B. & SPRINKLE, J. 1996. *Astrocratis acutispina*, new genus and species, a new asteroid from the Late Cretaceous of Texas. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, *89*: 1311-1320.

BRITO, I. M. 1979. Clipeasteroides cenozoicos do Brasil (Echinodermata-Echinoidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *51*(4): 729-740.

BRITO, I. M. 1980. Os equinoides fósseis do Brasil: I. Os endocíclicos. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *52*(3): 569-590.

BRITO, I. M. 1981a. Os equinoides fósseis do Brasil: II. Holectypoides e Cassiduloides. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *53*(3): 513-527.

BRITO, I. M. 1981b. Os equinoides fósseis do Brasil: III. Espatangoides, exceto Hemiasteridae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *53*(3): 569-578.

BRITO, I. M. & RAMIRES, L. V. O. 1974. Equinoides do Mioceno inferior do norte do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *46*(2): 263-274.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Massachusetts, 922 p.

CASTER, K. E. 1954. A new carpoid echinoderm from the Paraná Devonian. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, *26*: 123-147.

CASTER, K. E. 1956. A Devonian placocystoid echinoderm from Paraná, Brazil. *Paleontologia do Paraná, Comemorações do Centenário do Paraná*, p. 137-148 [para o ano de 1954].

DURHAM, J. W.; FELL, H. B.; FISCHER, A. G., KIER, P. M.; MELVILLE, R. V.; PAWSON, D. L. & WAGNER, C. D. 1966. Echinoids. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Asterozoa-Echinozoa*. Geological Society of America, University of Kansas, p. U211-U640.

FELL, H. B. 1962. Evidence for the validity of Matsumoto's classification of the Ophiuroidea. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, *10*(2): 145-152.

FELL, H. B. 1963. The phylogeny of sea-stars. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, *246*: 381-435.

FERRÉ, B. & BERTHOU P.-Y. 1994. Roveacrinidal remains from the Cotinguiba Formation (Cenomanian-Turonian) of the Sergipe Basin (NE-Brazil). *Acta Geologica Leopoldensia*, *17* (39/1): 299-313.

FERRÉ, B. & BENGTSON, P. 1997. An articulated roveacrinid from the Turonian of the Sergipe Basin, Brazil. *In*: BECHSTAEDT, T.; BENGTSON, P.; GREILING, R. & SCHWEIZER, V. (eds.). IAS Regional European Meeting of Sedimentology, 18, Heidelberg, 2-4 Setembro, 1997, *Gaea heidelbergensis*, *3*: 128-129.

FERRÉ, B.; BERTHOU P.-Y. & BENGTSON, P. 1996. Apport des crinoides rovéacrinidés à la stratigraphie du Crétacé Moyen du bassin de Sergipe (nordeste, Brésil). *Strata, Série 1*, *8*: 101-103.

FERREIRA, C. S. & FERNANDES, A. C. S. 1989. Crinoides do Devoniano do Brasil. *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 11, Curitiba, 1989, Sociedade Brasileira de Paleontologia, *Resumo das Comunicações*, p. 23.

FRIZZEL, D. L.; EXLINE, H. & PAWSON, D. L. 1966. Holothurians. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology – Part U, Echinodermata 3*. The University of Kansas Press, The Geological Society of America, p. U641-U672.

HADEL, V. F.; MONTEIRO, A. M. G.; DITADI, A. S. F.; TIAGO, C. G. & TOMMASI, L. R. 2000. Echinodermata. *Biota, Série Biodiversidade do Estado de São Paulo*, p. 1-8.

HENDLER, G. 1996. Class Ophiuroidea. *In*: BLAKE, J. A.; SCOTT, P. H. & LISSNER, A. (eds.). *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*. Santa Barbara Museum of Natural History, Miscellaneous taxa, 14, p. 113-179.

HENDLER, G.; MILLER, J. E.; PAWSON, D. L. & KIER, P. M. 1995. *Sea Stars, Sea Urchins, and Allies: Echinoderms of Florida and Caribbean*. Smithsonian Institution Press, Washington, 392 p.

HESS, H. & BLAKE, D. B. 1995. *Coulonia platyspina* n. sp. a new astropectinid sea star from the Lower Cretaceous of Morocco. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, *88*(3): 777-788.

MANSO, C. L. C. 1988a. Sobre a ocorrência de *Amphilepis sanmatiensis* Bernasconi & D'Agostino, 1975 na costa sul do Brasil (Echinodermata: Ophiuroidea). *Revista Brasileira de Biologia*, *48*(2): 371-373.

MANSO, C. L. C. 1988b. Sobre a ocorrência de *Ophionema intricata* Lütken, 1869 e *Ophiophragmus brachyatis* H. L. Clark, 1915 no Brasil (Echinodermata, Ophiuroidea, Amphiuridae. *Revista Brasileira de Biologia*, *48*(4): 965-968.

MANSO, C. L. C. 1988c. Uma nova espécie de *Ophiactis* (Echinodermata; Stelleroidea) da costa sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, *48*(2): 357-359.

MANSO, C. L. C. 2003. *Paleoecologia, paleobiogeografia e sistemática dos equinoides do Aptiano–Albiano (Cretáceo) do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Federal da Bahia, Curso de Pós-Graduação em Geologia, 206 p.

MANSO, C. L. C. 2006. Primeiro registro de Goniasteridae (Echinodermata: Asteroidea) no Cretáceo do Brasil: Turoniano da Bacia Potiguar. *Geociências*, *25*(2): 255-260.

MANSO, C. L. C.; ALVES, O. F. S. & MARTINS, L. R. 2008. Echinodermata da Bahia de Todos os Santos e da Baía de Aratu (Bahia,Brasil). *Biota Neotropica*, *8*(3): 179-196.

MANSO, C. L. C. & HESSEL, M. H. R. 2007. Revisão sistemática de *Pygidiolampas araripensis* (Beurlen, 1966) (Echinodermata: Cassiduloida) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Geociências*, *26*(3): 271-277.

MANSO, C. L. C. & LEMOS, A. C. C. 2008. Os equinodermos (Echinodermata) da localicade Catete Velho 1 (Cretáceo) em Sergipe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *11*(2): 129-138.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2003. Paleoecologia dos equinoides (Echinodermata) do Cretáceo da Bahia. *In*: SOUZA-LIMA, W. & GALM, P. C. (coords.). Paleo 2002, 16-18 de Janeiro de 2003, Aracaju, Sergipe. Fundação Paleontológica Phoenix, *Resumos*, p. 10.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2003a. O equinoide *Douvillaster* Lambert, 1917, na Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *5*: 29-37.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2003b. O registro do equinoide *Hemiaster zululandensis* Besaire & Lambert, 1930, no Cretáceo (Albiano superior) de Sergipe. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *6*: 61-67.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2004. Descrição e paleoecologia de uma nova ocorrência de equinoide para o Cretáceo do Brasil: *Proraster dalli* (Clark, 1891). *Paleontologia em Destaque*, *49*: 47.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2005. Os equinoides *Pygorhynchus colombianus* (Cooke, 1955) e *Pseudholaster altiusculus* (White, 1887) no Neoalbiano da Bacia de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *8*(3): 229-238.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2007. *Holosalenia bahiensis*, um novo equinoide (Echinodermata) do Albiano da Bacia de Camamu, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *10*(1): 229-238.

MANSO, C. L. C.; SOUZA-LIMA, W. & SOUZA-LIMA, R. 2002. Ocorrência de Moira atropos Lamarck, 1816 (Echinodermata: Echinoidea) no litoral de Sergipe. *In*: Congresso Brasileiro de Zoologia, 24, Itajaí, Santa Catarina. Sociedade Brasileira de Zoologia. CD-ROM.

MAURY, C. J. 1930. O Cretaceo da Parahyba do Norte. Serviço Geologico e Mineralogico, *Monographia*, *8*: 1-305, Album das estampas, I-XXIII, estampas 1-35. Rio de Janeiro.

MAURY, C. J. 1937. O Cretaceo de Sergipe. Monographia Serviço Geológico e Mineralógico, *11*: 1-263, 6 tabelas; Album das Estampas, I-XXXV, estampas 1-28. Rio de Janeiro.

MEYER, L; MESSING, C. G. & MARCURDA Jr., D. B. 1978. Biological results of the University of Miami Deep-Sea Expeditions. 129. Zoogeography of tropical Western Atlantic Crinoidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, *28*: 412-441.

MONTEIRO, A. M. G. 1990. Ocorrência de *Amphipholizona delicata* Clark, 1915 no litoral do Estado de São Paulo (Echinodermata, Ophiuroidea). *Revista brasileira de Biologia*, *50*(3): 735-738.

MOORE, R. C. (ed.). 1966. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Asterozoa-Echinozoa*. Geological Society of America, University of Kansas, 640 p.

MOORE, R. C. (ed.). 1967. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata 1, General characters – Homalozoa – Crinozoa (except Crinoidea)*. Geological Society of America, University of Kansas, 650 p.

MORAIS, M. H. C. 1998. *Equinoides regulares da Formação Pirabas (Oligo–Mioceno), Pará, Brasil: sistemática, tafonomia e paleoecologia*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Geologia, 69 p.

SCHEFFLER, S. M. & FERNANDES, A. C. 2007a. Crinoidea da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná), Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, *65*(1): 83-98.

SCHEFFLER, S. M. & FERNANDES, A. C. 2007b. Blastoidea da Formação Ponta Grossa (Devoniano, Bacia do Paraná), Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, *65*(1): 99-112.

SCHEFFLER, S. M.; FERNANDES, A. C. &. MEDINA, V. M. 2006. Crinoidea da Formação Maecuru (Devoniano da Bacia do Amazonas), Estado do Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *9*(2): 235-242.

SEELING, J.; SOUZA-LIMA, W. & MANSO, C. L. DE C. 2000. Os fósseis da bacia de Sergipe-Alagoas: os equinoides. *Phoenix*, *21*: 1-3.

SMITH, A. B. 1984. Classification of the echinodermata. *Palaeontology*, *27*(3): 431-459.

SMITH, A. B. 1995. Late Campanian-Maastrichtian echinoids from the United Arab Emirates-Oman border region. *Bulletin of the Natural History Museum of London, Geology*, *51*(2): 121-240.

SMITH, A. B. & BENGTSON, P. 1991. Cretaceous echinoids from north-eastern Brazil. *Fossils and Strata*, *31*: 1-88.

SMITH, A. B.; PATERSON, G. L. J. & LAFAY, B. 1995. Ophiuroid phylogeny and higher taxonomy: morphological, molecular and palaeontological perspectives. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *114*: 213-243.

SOUZA-LIMA, W. & MANSO, C. L. C. 2000. Os fósseis da bacia de Sergipe-Alagoas: Os crinoides e asteroides. *Phoenix*, *22*: 1-2.

SPENCER, W. K. & WRIGHT, C. W. 1966. Asterozoans. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part U, Echinodermata 3, Asterozoa-Echinozoa*. Geological Society of America, University of Kansas, p. U4-U107.

STORC, R. 1997. Ophiuroid remains from the nearshore enviroments of the Bohemian Cretaceous Basin (Cenomanian-Turonian Boundary interval. A preliminary repot. *Vestík Ceského Geologického Ustavu*, *72* (2): 171-174.

TINOCO, I. M.1963. Fragmentos de equinodermas do Paleoceno de Pernambuco. *Universidade do Recife, Archivos de Geologia*, *4*: 49-63.

TOMMASI, L. R. 1970a. Os ofiuroides recentes do Brasil e de regiões vizinhas. *Contribuições do Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, Série Oceanografia Biológica*, *20*: 1-146.

TOMMASI, L. R. 1970b. Lista dos Asteroides Recentes do Brasil. *Contribuições avulsas do Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, Série Oceanografia Biológica*, *18*: 1-61.

24

Paleoecologia dos Invertebrados

Maria Helena Zucon
Fabiana Silva Vieira

Os registros fósseis de invertebrados das bacias sedimentares brasileiras estão bem representados, praticamente em todas as idades geológicas, fornecendo dados para a reconstrução paleoecológica dos antigos ecossistemas. No Brasil, os registros sedimentares são marcados por uma significativa abundância de invertebrados fósseis, principalmente daqueles que habitavam o ecossistema marinho. Nesse contexto, as interpretações paleoecológicas realizadas são importantes, principalmente, para o entendimento das interações organismo-ambiente, além de auxiliar na compreensão e reconstrução dos antigos ambientes deposicionais.

Sendo assim, as investigações paleoecológicas resultam de inferências sobre o ambiente pretérito a partir das evidências paleontológicas, considerando que o registro fóssil representa uma pequena parte de uma biota original, admitindo-se, portanto, que os dados são de certa forma, ainda limitados. Conforme Dodd & Stanton (1990), os estudos paleoecológicos necessitam de reforço nas duas linhas estruturais temáticas dentro da paleoecologia, a primeira que organiza as interações organismo-ambiente do passado e a segunda que aplica um maior rigor aos atributos biológicos dos organismos e sua interação com a comunidade.

A reconstrução paleoambiental baseia-se em três etapas: uma base estratigráfica adequadamente estabelecida; na taxonomia bem embasada e na interpretação ecológica clara. Neste contexto a configuração estratigráfica fornece dados para a elaboração da relação espacial e temporal, para a posterior comparação dos fósseis tanto nos ambientes atuais como nos ambientes pretéritos. A principal base dos dados paleoecológicos são os fósseis adequadamente identificados dentro da estrutura estratigráfica. Já a ecologia consiste de um entendimento de como os organismos vivos interagem dentro do seu ecossistema.

Como o funcionamento de um organismo está estreitamente relacionado ao ambiente no qual encontra-se inserido, a compreensão de aspectos como sua forma de vida, comportamento, papel ecológico e hábitat, é reflexo do seu contexto ambiental e pode ser utilizado para inferências do ambiente pretérito.

Por meio da interpretação da morfologia do fóssil é que identificamos os aspectos ecológicos quando de sua existência como espécie viva, relacionando suas características com a distribuição geográfica e o tipo de ambiente mais apropriado para determinada função abordada pelos aspectos morfológicos. Assume-se, então, que a morfologia encontrada é resultante de condições ótimas para melhor adaptação do organismo.

Os organismos não funcionam como indivíduos isolados, mas, fazem parte de uma população. A natureza do registro pode dificultar o estudo de uma população fóssil, principalmente porque o que se observa é um instante na vida de uma população. Sendo assim, o grande atributo da paleoecologia no estudo de populações fósseis de invertebrados é compreender este processo e ao mesmo tempo interpretar as propriedades do ambiente do passado, a partir de um momento temporal preservado no registro geológico.

Os conteúdos sobre os invertebrados fósseis, apresentados nos capítulos anteriores, apontam a ocorrência de todos os filos nas formações geológicas das bacias sedimentares brasileiras. Os grupos descritos são representados pelos macroinvertebrados como briozoários, braquiópodes, poríferos, cnidários, anelídeos, artrópodes, moluscos, e equinodermas.

Nesse contexto serão abordados alguns aspectos relacionados ao estudo paleoecológico dos invertebrados fósseis que ocorrem no Brasil. Serão discutidas, também, as potencialidades de cada grupo de invertebrado para os estudos paleoecológicos.

Brizoários

São invertebrados coloniais, predominantes em águas costeiras, podendo ser encontrados desde a zona de marés até profundidades de 8 000 metros, em contexto estenoalino. Porém, são mais comuns entre as isóbatas de 20 m e 80 m (Rocha & Haddad, 2006). Não suportam grandes variações térmicas, sendo, então, bons indicadores de temperatura. As colônias fixam-se em rochas, conchas e algas. Surgem no registro fóssil no Ordoviciano, sendo bastante expressivos na fauna paleozoica (Smith, 1995). Constituem um amplo e diverso grupo com cerca de 16 000 espécies fósseis conhecidas e 5 000 viventes, das quais poucos são os representantes encontrados em água doce.

Os indivíduos fósseis habitantes de substratos rígidos são preservados, comumente em posição de vida, retendo desse modo, a relação espacial com outros organismos e o substrato, podendo então ser inferidas a competição espacial, sucessão ecológica e a orientação do crescimento (Taylor & Wilson, 2003).

O predomínio de briozoários lunulitiformes (*Lunulites* Lamarck, 1801 e *Cupuladria* Canu & Bassler, 1919), incrustantes (*Steginoporella* Smitt, 1873) e foliáceos flexíveis (*Flustra* Linné, 1761) encontrados na Formação Pirabas (Mioceno, Estado do Pará) sugerem águas quentes e ambiente de vida afetado por ação de ondas (Távora *et alii*, 2002; 2005a).

Braquiópodes

Os braquiópodes são invertebrados bentônicos marinhos que apresentam o corpo protegido por duas valvas. São suspensívoros, alimentam-se de bactérias, plâncton e de detritos presentes na água do mar. Durante o Paleozoico foram extremamente abundantes e diversificados até a grande extinção, que marca o final desta era, quando a maioria do grupo desapareceu, estando na fauna atual representados por poucas espécies. Os habitantes de substrato duro são importantes nos estudos paleoecológicos, por serem preservados *in situ*, indicando assim a orientação em vida, o modelo de filtração e simbiose (Taylor & Wilson, 2003).

Ponciano & Machado (2007) identificaram os hábitos de vida das diversas espécies de braquiópodes do Devoniano da Bacia do Amazonas (Formação Maecuru) por meio de suas características morfofuncionais reconhecendo um hábito suspensívoro epibentônico reclinante ou fixo por pedículo. A maior relevância do hábito reclinante sobre o fixo confirmou um ambiente com movimentação moderada das águas, pois as formas reclinantes não suportariam um ambiente de alta energia. Porém, a predominância do hábito reclinante sobre a valva ventral indica que as espécies características desta associação preferiam um ambiente de águas mais agitadas. Outro exemplo da aplicação paleoecológica dos braquiópodes é apresentado por Bosetti *et alii* (2007), que estudaram a paleofauna de invertebrados marinhos do Devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa), associando a ocorrência de trilobitas e braquiópodes a um acentuado endemismo ecológico, onde os mesmos teriam habitado os mares rasos epiplataformais durante o Paleozoico. Harper *et alii* (1995) realizaram um estudo paleoecológico com *Terebratulina* na Jamaica, espécie também registrada no Brasil, as quais são associadas a pequenas áreas de substrato duro.

Poríferos

Os poríferos são invertebrados marinhos bentônicos, sésseis na vida adulta, que ocorrem em todas as latitudes e profundidades e datam do Pré-Cambriano. Durante o Paleozoico e o Mesozoico, as esponjas constituíram um grupo exclusivamente marinho. Apenas no Cenozoico surgem as primeiras esponjas de água salobra e doce. As espículas isoladas são os principais fósseis dos poríferos.

Maranhão & Petri (1996) discutem a importância das espículas dos espongiários nos estudos paleoecológicos das formações Corumbataí e Estrada Nova. Espículas de espongiários também ocorrem no Devoniano da Bacia do Solimões (Silva, 1987). Parolin *et alii* (2008) introduzem o termo espongofácies para as sequências sedimentares, nas quais, espículas de esponjas continentais predominam e indicam condições paleoambientais específicas em depósitos do Quaternário no Mato Grosso do Sul.

Cnidários

O registro fóssil de cnidários sem esqueleto mineralizado é esparso, enquanto que os cnidários dotados de esqueletos, particularmente os corais, têm deixado um significativo registro, com fósseis a partir do Pré-Cambriano. Os recifes de coral ocorrem desde o Paleozoico, mas foi no Mesozoico que atingiram um amplo desenvolvimento (Stanley, 2003). Acredita-se que os corais fósseis possuíam as mesmas exigências ambientais dos atuais, porém seriam menos restritos ecologicamente, assemelhando-se com as necessidades ambientais dos corais não hermatípicos.

O vasto registro fóssil, no Quaternário, dos recifes de coral tem um enorme valor histórico para inferências paleoecológicas, taxonômicas e o estudo dos recifes vivos, pois há um grande número de espécies comumente preservadas completas e em posição de vida (Pandolfi, 1999; Pandolfi & Jackson, 2001; Lalor & Távora, 2006; Barbosa, 2007). Além disso, o efeito das atividades humanas foi ausente ou muito insignificante até os últimos 1 000 anos, o que torna possível analisar o modelo de distribuição natural antes do intenso distúrbio provocado pelas atividades antropogênicas (Pandolfi & Jackson, 2001), como a pesca, o turismo e atividades industriais, que resultam no incremento do índice de sedimentação e fertilização das águas costeiras, por exemplo. O registro fóssil provém uma medida da variabilidade que se pode esperar nas comunidades naturais em locais com condições ambientais similares (Pandolfi, 1999).

Rodrigues *et alii* (2003) fizeram inferências a partir das observações de como foram encontrados os conulários da Bacia do Paraná. Os conulários são cnidários bentônicos extintos que habitaram os mares paleozoicos. Por serem sésseis, sua preservação em posição de vida implica, necessariamente, na ausência de transporte por correntes ou fluxos junto ao substrato, o contrário, também, é verdadeiro para aqueles que foram encontrados na posição horizontal (figura 24.1).

Anelídeos

Os anelídeos têm uma longa história geológica. Acredita-se que surgiram entre o final do Pré-Cambriano e início do Cambriano. Seu registro fóssil se limita, na maioria das vezes, a tubos e ou pistas provenientes de sua locomoção. Seus representantes formam um grupo de invertebrados abundantes, adaptados a uma ampla variedade de nichos ecológicos, ocupando ambientes marinhos e terrestres. Entre os marinhos alguns são pelágicos, outros bentônicos vágeis ou endobiontes, podendo ainda construir tubos livres ou fixos. Habitam desde regiões entremarés e estuarinas até as grandes profundidades das fossas oceânicas (mais de 10 000 m de profundidade).

Entre os animais bentônicos, o grupo dos poliquetas, é um dos mais importantes em biomassa, produtividade e número de espécies, principalmente em áreas costeiras, como praias, estuários, manguezais, costões rochosos e recifes de corais. Compreendem um grupo de invertebrados com morfologia altamente variável e fortemente dependente de seu modo de vida. Neste grupo destacam-se os serpulídeos que secretam tubos calcários comumente preservados no registro fóssil.

Os anelídeos que ocorrem na Formação Ponta Grossa, Bacia do Paraná, fazem parte de uma rica fauna de invertebrados como braquiópodes, trilobitas, equinodermas, celenterados, bivalvios, gastrópodes, cricoconarídeos, ostracodes, caliptomatídeos e icnofósseis (Bosetti *et alii*, 2007). Manso & Lemos (2008) observaram a presença de incrustações por tubos de serpulídeos em carapaças de equinodermas da Formação Riachuelo da Bacia de Sergipe. Ainda na Bacia de Sergipe, Formação Cotinguiba, foi registrada a presença de *Glomerula gordialis* (Muniz & Zucon, 1981). A Bacia de Sousa, oeste da Paraíba, apresenta bioturbações atribuídas a atividades sedimentófagas de anelídeos e artrópodes (Mendonça Filho *et alii*, 2006) contribuindo para a interpretação paleoecológica.

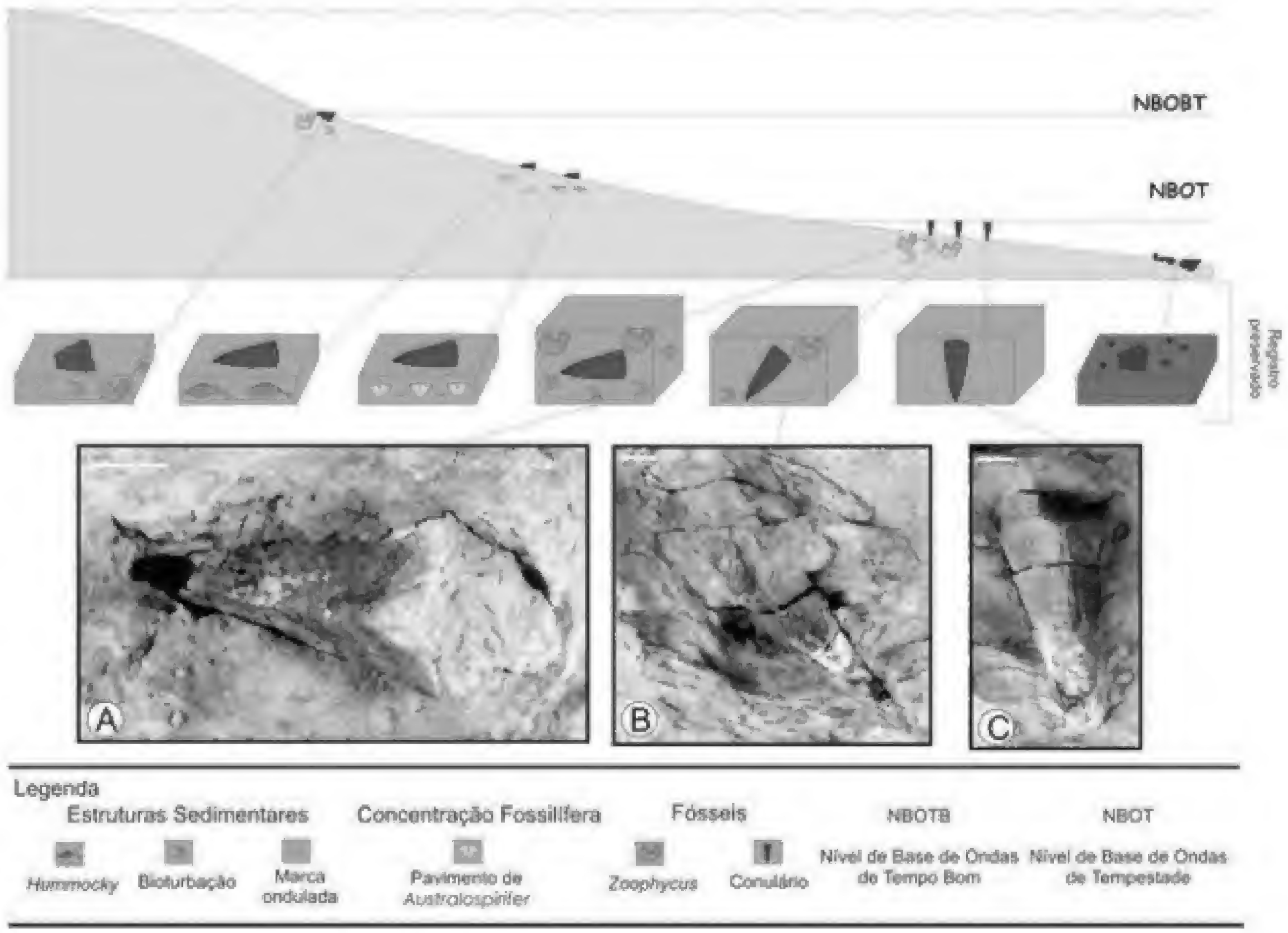


Figura 24.1 Distribuição dos conulários em relação à distribuição batimétrica para o Devoniano da Bacia do Paraná. (A) Conulário horizontalmente orientado. (B) Conulário inclinado. (C) Conulário verticalmente orientado. Escala gráfica: 1 cm (Rodrigues *et alii*, 2003).

Artrópodes

Os artrópodes representam um grupo com enorme diversidade de adaptação, podendo sobreviver em todos os hábitats, sendo provavelmente os animais que com maior sucesso atingiram o ambiente terrestre. Constituem-se de dois grupos atuais, os Chelicerata e os Mandibulata, e um grupo extinto, o Trilobitomorpha. O registro fóssil dos artrópodes é encontrado em rochas desde o Pré-Cambriano Superior. Os principais fósseis pertencem aos trilobitas e crustáceos, que possuem o exoesqueleto mineralizado de carbonato de cálcio e fosfato de cálcio respectivamente. Os trilobitas são reconhecidos como bons fósseis índices para o Paleozoico, onde foram abundantes, amplamente distribuídos e se extinguiram ao final desta era. Os trilobitas têm grande destaque nos estudos paleoecológicos das bacias sedimentares do Paraná (figura 24.2), Parecis e Amazonas, com representantes do Cambriano ao Permiano (Carvalho & Fonseca, 2007; Soares *et alii*, 2007; Simões *et alii*, 2009).

Um exemplo de aplicação dos paleoinvertebrados marinhos para a interpretação paleoecológica é apresentado por Távora *et alii* (2005a). Com base na abundância faunística de paleoinvertebrados, constituída por corais hermatípicos, moluscos bivalvios e gastrópodes, crustáceos decápodes, cirrípedes balanomorfos, e equinoides, na ecofácies Capanema da Formação Pirabas, inferiram um ambiente marinho eutrófico e bem oxigenado, de águas rasas, límpidas e pouco agitadas para esta formação.

No caso de artrópodes terrestres, Martins-Neto (2006) utilizou a paleoentomofauna da Formação Santana, Bacia do Araripe, como bioindicadores de variações climáticas e ambientais de ambientes pretéritos (figura 24.2). Outro grupo fóssil importante para o estudo dos ecossistemas terrestres são os conchostráceos, os quais são indicadores de hábitat de água doce efêmeros. Santos & Carvalho (2009) demonstraram a aplicação paleoambiental dos conchostráceos nas rochas cretáceas da Bacia do Parnaíba e Carvalho (2006), a partir de estudos com conchostráceos da Bacia de São José do Belmonte, interpretou um paleoambiente caracterizado por corpos d'água temporários, rasos, águas quentes e boa oxigenação.

Távora *et alii* (2005b) atribuíram o ambiente deposicional das formações Maria Farinha e Pirabas, como sendo ambiente tropical costeiro raso, com períodos de oscilação do nível do mar durante o Cenozoico, com base no conjunto de paleoinvetebrados, composto por decápodes, corais, briozoários e moluscos. Além disso, inferiram semelhanças entre os crustáceos decápodes do Mioceno e Paleoceno com a fauna atual.

Moluscos

O representativo registro fóssil dos moluscos está certamente relacionado à presença da concha constituída de carbonato de cálcio. Em sua maioria são marinhos, mas possuem representantes de água doce (gastrópodes e bivalvios) e terrestres (gastrópodes). Os moluscos são considerados bons indicadores paleoecológicos, podendo contribuir nos estudos de variação de salinidade e de temperatura dos ambientes. As associações compostas por moluscos podem auxiliar na caracterização dos diferentes biótopos. Os primeiros moluscos ocorrem no início do Cambriano, na chamada explosão cambriana. Nas bacias sedimentares brasileiras é frequente a presença das classes Bivalvia, Gastropoda e Cephalopoda.

Benaim & Senra (2008) estudaram o bivalvio *Pholadomya candida*, da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, e a partir da associação fossilífera foi possível inferir que os mesmos são bons indicadores de ambiente marinho raso. A presença do gênero *Gervillia*, que ocorre na Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe, contribuiu para análises paleoecológicas com base na fauna associada e na sedimentologia local, permitindo inferir um mar raso com alta energia e águas com boas condições de oxigenação (Hessel, 2004; Mello *et alii*, 2007).

Guillard & Simões (2002), em análise sobre os bivalvios das biozonas de *Barbosaia angulata-Anhembia froesi*, *Pinzonella illusa-Plesiocyprinella carinata* e *Pinzonella* da Formação Rio do Rastro, Grupo Passa Dois, argumentaram que as evidências paleoecológicas e tafonômicas não suportam a hipótese que os mesmos teriam vivido em ambientes tipicamente dulcícolas.

Estudos sobre hábitos de vida de gastrópodes e belerofontídeos da Formação Maecuru, Devoniano da Bacia do Amazonas, indicaram ambiente marinho raso (Ponciano *et alii*, 2007).

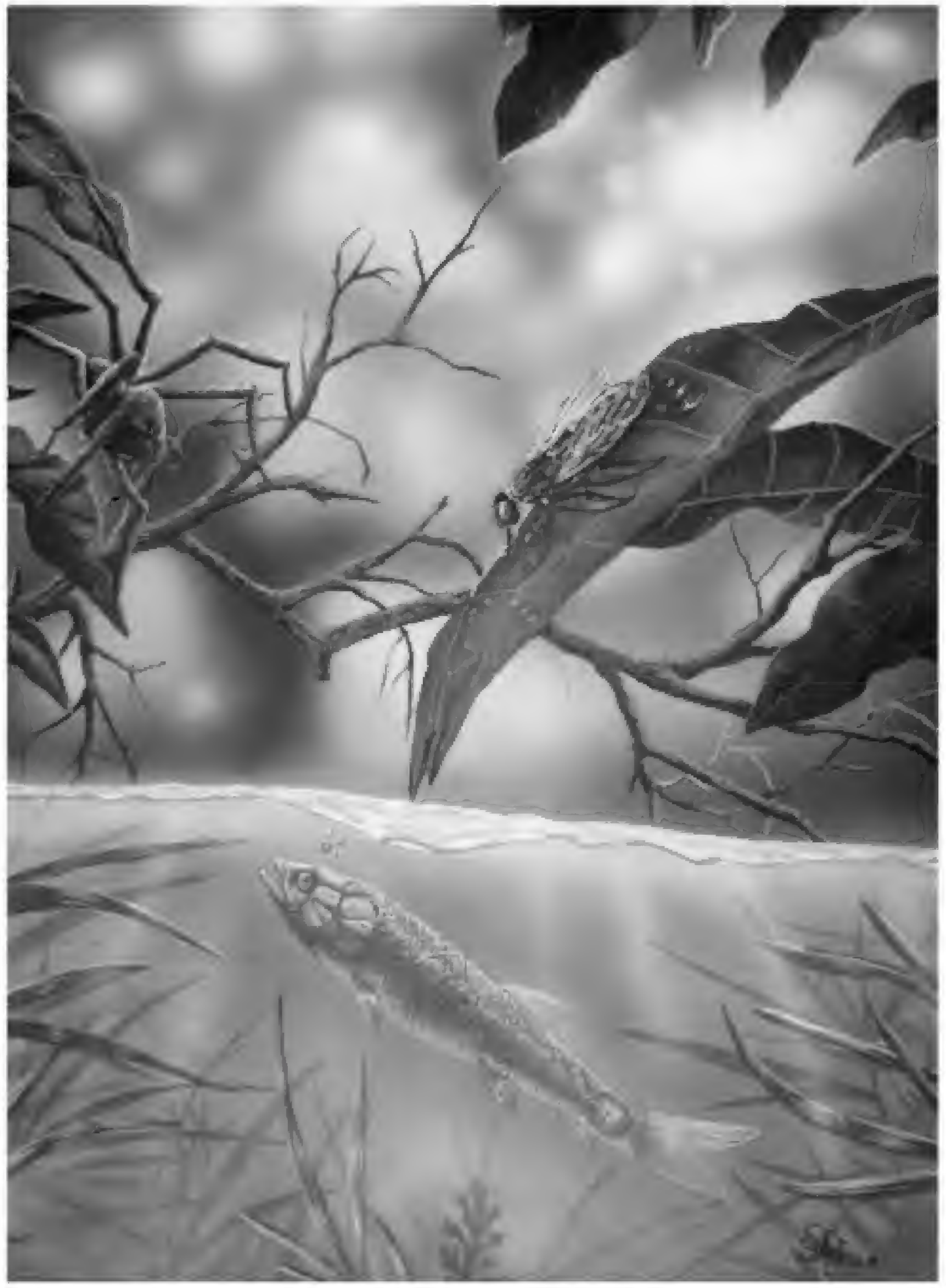


Figura 24.2 Reconstituição paleoambiental do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe para os ecossistemas terrestres em que insetos e aranhas eram comuns em ambientes próximos a corpos d'água (Arte Pepi).

Equinodermas

Os equinodermas não possuem representantes terrestres ou em água doce, havendo alguns raros casos de adaptação a águas salobras. As classes de Echinodermata divergiram evolutivamente ainda no Pré-Cambriano (Ubaghs, 1967), sendo que as atuais surgiram no início do Paleozoico (Smith, 1992). O clímax na diversidade do grupo ocorreu entre o Ordoviciano Médio e Superior, entre 540 e 450 milhões de anos. O registro fóssil do grupo que conta com mais de 13 000 espécies extintas demonstra que os equinodermas ancestrais eram animais sésseis, que viviam fixos ao substrato. Hoje, na sua grande maioria, tratam-se de organismos de vida livre, distribuídos por todos os oceanos, tanto na região entremarés como em grandes profundidades, onde podem constituir a maior parte da biomassa (Rocha & Haddad, 2006).

Como o funcionamento de um organismo está estreitamente relacionado ao ambiente no qual está inserido, a sua morfologia é reflexo do seu contexto ambiental e pode ser utilizada para inferências do ambiente pretérito e do seu papel no ecossistema. Desta forma, para interpretação do modo de vida desses organismos devem ser observados o formato das carapaças, a estrutura e o arranjo dos poros ambulacrais, a forma e distribuição dos tubérculos dos espinhos. Um exemplo desta aplicação pode ser observado no estudo de Manso & Souza-Lima (2005), em que registraram pela primeira vez a presença da espécie de equinoide *Pygorhynchus colombianus* no Brasil. Constataram, a partir de análises comparativas com formas recentes de *P. colombianus*, que possivelmente viveram em um ambiente de plataforma, abaixo da linha da maré, na base das ondas normais, entre 5 e 20 m de profundidade, protegidos em um substrato, provavelmente, inconsolidado e altamente permeável, composto por areia média a grossa, e com pouca contribuição de partículas mais finas.

Manso & Lemos (2008), analisando as carapaças fósseis dos equinoides da Formação Riachuelo (Bacia de Sergipe, Cretáceo), concluíram por meio da posição do perístoma, os hábitos tróficos das espécies *Orthopsis miliaris* e *Leptosalenia sergipensis*. O perístoma pouco invaginado indicariam que foram habitantes de fundos estabilizados, onde pudessem se alimentar de algas, plantas marinhas, pequenos animais e detritos do substrato. Para *Phymosoma binexilis*, a presença de perístoma mais plano sugere que alimentava-se raspando algas e pequenos animais incrustados nas rochas.

A maioria dos equinodermas fósseis corresponde a filtradores de material em suspensão, onde os pés e sulcos ambulacrários orientados para cima eram estruturas empregadas na captura e condução do alimento. Dentre os representantes dos equinodermas, os crinoides possuem o mais rico registro fóssil e são os únicos representantes que vivem fixos ao substrato encontrados até hoje. Componentes importantes das comunidades marinhas paleozoicas (figura 24.3), os crinoides chegaram a formar espessos depósitos sedimentares de detritos crinoidais que, em muitos lugares do mundo, alcançam espessura considerável (Moore & Teichert, 1978). Dentre os que possuem mobilidade destacam-se os equinoides como o grupo que possuem o maior registro fossilífero. Os equinoides fósseis têm sido considerados bons indicadores paleoambientais, pois estão restritos a determinadas fácies sedimentológicas (Smith & Bengtson, 1991).

A reconstituição paleoambiental da Formação Riachuelo da Bacia de Sergipe, em sua camada basal, no limite Aptiano–Albiano, onde ocorrem amonoides dos gêneros *Douvilleiceras*, *Aioloceras*, *Cleoniceras* e *Vectisites* (Zucon, 2005), gastrópodes tilostomídeos e turritelídeos, biválvios dos gêneros *Neithea e Trigonia*, assim como poliquetas serpulídeos formadores de tubos e equinodermas dos gêneros *Douvillaster* e *Leptosalenia* (Manso & Souza-Lima, 2003) permitem inferir águas claras e bem oxigenadas.

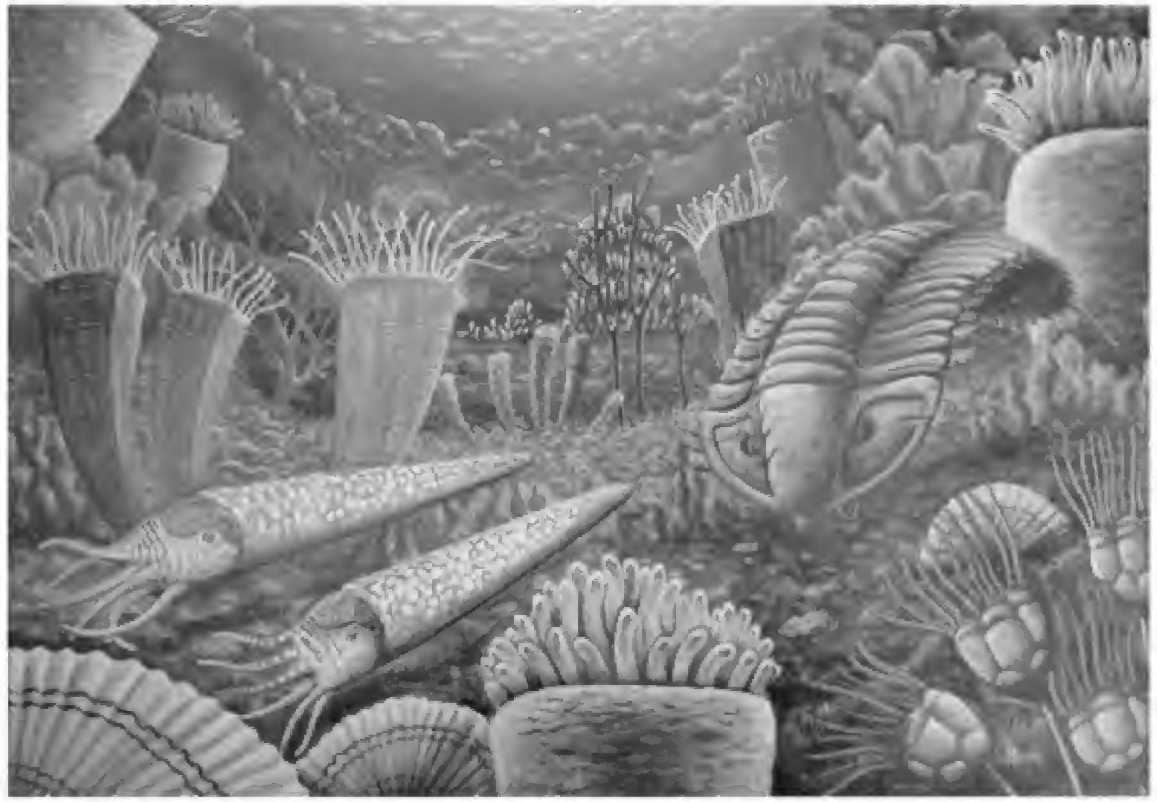


Figura 24.3 Cenário de vida no mar devoniano da Bacia do Paraná (Formação Ponta Grossa), em que crinoides, trilobitas, moluscos, braquiópodes e conulariídeos eram frequentes (Arte Ariel Milani Martine).

Considerações Finais

A interpretação da forma de vida, do comportamento, assim como do papel ecológico do ambiente onde foi encontrado um organismo fóssil é feita por meio de comparações com os representantes vivos que estejam estreitamente relacionados ao fóssil estudado. A compreensão sobre o fóssil, obtida a partir de interpretações das funções dos indivíduos recentes, pode fornecer um entendimento bem fundamentado sobre o significado paleoambiental dos mesmos.

Para embasar tais interpretações utiliza-se o Princípio do Uniformitarismo, o qual preconiza que os acontecimentos do passado podem ser explicados com base no presente, uma vez que, os mesmos processos e leis físicas que hoje atuam, podem ter acontecido no passado, não se apresentando necessariamente com a mesma intensidade.

O uniformitarismo tem, portanto, suas limitações quando não considera que as mudanças na fisiologia do organismo e nas adaptações ambientais podem não ter reflexo na morfologia e que as características morfológicas podem ser altamente adaptativas em uma fase da vida do organismo, mas em outro momento pode não apresentar nenhum benefício ou ainda ter um efeito negativo. Apesar desses questionamentos, ainda é um mecanismo útil e frequentemente empregado nas interpretações paleoambientais (Lugar, 1997).

A análise paleoecológica com base nos fósseis de invertebrados permite descrever e compreender a estrutura e funcionamento dos ambientes antigos, de modo que os organismos estudados possam ser inseridos no contexto físico e biológico da época em que habitaram os mais diversos ambientes. A partir de tais interpretações é possível inferir parâmetros como profundidade, produtividade orgânica, teores de oxigênio, condições climáticas e oceanográficas, obtendo, desse modo, uma visão integrada das condições ao longo do tempo sob perspectivas temporais e espaciais.

É importante lembrar que os organismos não funcionam como indivíduos isolados, mas, fazem parte de uma população que interagem entre si e com outras populações e por isso, uma compreensão paleoambiental mais criteriosa deve ser fundamentada em estudos dos diferentes grupos de invertebrados, isto é, da associação fossilífera.

Atualmente, a análise paleoecológica também tem sido utilizada em atividades de manejos de zonas costeiras sob influências antropogênicas. São assim uma ferramenta útil para as atividades de manejo ambiental, pois permitem visualizar as condições pré-impacto, isto é, fornecem informações anteriores às atividades antropogênicas, como variabilidade biológica, física e química e também possibilitam a avaliação do índice, extensão, direção e causas das mudanças.

Referências

BARBOSA, J. A. 2007. *A Deposição Carbonática na Faixa Costeira Recife-Natal: Aspectos Estratigráficos, Geoquímicos e Paleontológicos*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal de Pernambuco, Tese de Doutorado, 264 p.

BENAIM, N. P. & SENRA, M. C. E. 2008. O Gênero *Pholadomya* Sowerby, 1823 (Mollusca: Bivalvia) na Formação Jandaíra (Cretáceo Superior), Bacia Potiguar: Implicações Paleoecológicas e Paleogeográficas. *Anuário do Instituto de Geociências*, *31*(1): 88-97.

BOSETTI, E. P.; PEYERL, D.; HORODYSKY, R. S. & ZABINI, C. 2007. Formação Ponta Grossa: História, Fácies e Fósseis. *In*: SIMPÓSIO DE PESQUISA EM ENSINO E HISTÓRIA DE CIÊNCIAS DA TERRA, 1 e SIMPÓSIO NACIONAL SOBRE ENSINO DE GEOLOGIA NO BRASIL, 3, *Anais*, p. 353-360.

CARVALHO, I. S. 2006. Os Conchostráceos da Bacia de São José do Belmonte, Cretáceo Inferior, Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, *64*(2): 193-198.

CARVALHO, M. G. P. & FONSECA, V. M. 2007. Trilobite "Dalmanites" maecurua Clarke, 1890 (Middle Devonian, Amazon Basin, Brazil) and the New Genus *Amazonaspis* (Synphoriidae). *American Museum Novitates*, *3591*: 1-14.

DODD, J. R. & STANTON, R. J. S. Jr., 1990. *Paleoecology: concepts and applications*. Second Edition. John Wiley & Sons, Inc., 502 p.

GHILARDI, R. P. & SIMÕES, M. G. 2002. Foram os Bivbalves do Grupo Passa Dois (exclusive Formação Rio do Rasto), Neopermiano, Invertebrados tipicamente ducícolas? *Pesquiss em Geociências*, *29*: 3-13.

HARPER, D. A. T.; DOYLE, E. N. & DONOVAN, S. K. 1995. Palaeocology and palaeobathymetry of Pleistocene brachiopods from the Manchioneal Formation of Jamaica. *Proceedings of the Geologists'Association*, *106*:219-227.

HESSEL, M. H. 2004. *Gervillia (Gervillia) solenoidea* Defrance, 1820 (Bivalvia Bakevellidae) do Neoaptiano de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1): 67-76.

LALOR, A. M. C. & TÁVORA, V. A. 2006. Novos Elementos da Coralinofauna da Formação Pirabas (Mioceno Inferior), Estado do Pará. *Geociências*, *25*(2): 187-195.

LUGAR, L. 1997. Morphology. *In*: BRIGGS, D. E. G. & CROWTHER, P. R. (eds.). *Palaeobilogy: a synthesis*. Blackwell Science Ltda., 413 p.

MANSO, C. L. C. & LEMOS, A. C. C. 2008. Os Echinoidea (Echinodermata) da Localidade Catete Velho I (Cretáceo) em Sergipe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *11*(2): 129-138.

MANSO, C.L.C. & SOUZA-LIMA, W. 2003. O equinoide *Douvillaster* Lambert, 1917 na Formação Riachuelo, Bacia de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *5*: 29-37.

MANSO, C. L. C. & SOUZA-LIMA, W. 2005. Os Equinoides *Pygorhynchus colombianus* (Cooke, 1995) e *Pseudholaster altiusculus* (White, 1887) no Neoalbiano da Bacia de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *8*(3): 229-238.

MARANHÃO, M. S. A. S. & PETRI, S. 1996. Novas Ocorrências de Fósseis nas Formações Corumbataí e Estrada Nova do Estado de São Paulo e Considerações Preliminares Sobre seus Significados Paleontológico e Bioestratigráfico. *Revista IG*, São Paulo, *17*(1/2): 33-54.

MARTINS-NETO, R. G. 2006. Insetos fósseis como bioindicadores em depósitos sedimentares: um estudo de caso para o Cretáceo da Bacia do Araripe (Brasil). *Revista Brasileira de Zoociências*, *8*(2): 155-183.

MELLO, L. H. C.; TORELLO DE MELLO, F. & ZUCON, M. H. 2007. A New Species of *Gervillia* Defrance (Bivalvia, Bakevellidae) from the Aptian–Albian Transition of Sergipe, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *10*(1): 63-69.

MENDONÇA FILHO, J. G.; CARVALHO, I. S. & AZEVEDO, D. A. 2006. *Aspectos geoquímicos do óleo da Bacia de Sousa (Cretáceo Inferior), Nordeste do Brasil: contexto geológico*. *Geociências*, *25*(1): 91-98.

MOORE, R. C. & TEICHERT, C. 1978. Introduction. *In*: MOORE, R. C. & TEICHERT, C. (eds.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Lawrence: The Geological Society of America and The University of Kansas Press, Part T, *Echinodermata*, *2*(1): 7-9.

MUNIZ, G. C. B. & ZUCON, M. H. 1981. Sobre a presença do anelídeo poliqueta Senoniano-Daniano *Glomerula gordialis* na Formação Cotinguiba, Estado de Sergipe. Simpósio de Geologia do Nordeste, *Atas*, p. 265-267.

PANDOLFI, J. M. 1999. *Response of Pleistocene Coral Reefs to Environmental Change Over Long Temporal Scales. American Zool.*, *39*: 113-130.

PANDOLFI, J. M. & JACKSON, J. B. 2001. Community structure of Pleistocene coral reef of Curaçao, Netherlands Antilles. *Ecological Monographs*, *7*(1): 49-67.

PAROLIN, M.; VOLKIMER-RIBEIRO, C. & STEVAUX, J. C. 2008. Use of Spongofacies as a Proxy for River-lake Paleohydrology in Quaternary Deposits of Central-western Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *11*(3): 187-198.

PONCIANO, L. C. M. O. & MACHADO, D. M. C. 2007. Hábitos de Vida da Associação "*Schuchertella*" *agassizi – Pthychopteria eschwegei*, Formação Maecuru, Devoniano, Bacia do Amazonas, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, *30*(1): 135-144.

PONCIANO, L. C. M. O.; MACHADO, D. M. C; FARIA, A. C. G.; MACIEL, A. C.; MATOS, J. & NOVAES, M. 2007. Hábitos de Vida dos Gastropoda e Bellerophontida da Formação Maecuru, Devoniano Médio, Bacia do Amazonas, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, *30*(1): 197-203.

RICKLEFS, E. R. 2003. *A economia da natureza*. University of Missouri, 5ª ed., 503 p.

ROCHA, R. M. & HADDAD, M. A. 2006. *Invertebrados: manual de aulas práticas*. Ribeirão Preto. Holos, 277 p.

RODRIGUES, S. C.; SIMÕES, M. G. & LEME, J. M. 2003. Tafonomia comparada dos Conulatae (Cnidária), Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, estado do Paraná. *Revista Brasileira de Geociências*, *33*(4): 381-390.

SANTOS, M. E. C. M. & CARVALHO, M. S. S. 2009. *Paleontologia das bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís*. Rio de Janeiro: CPRM – Serviço Geológico do Brasil, 215 p.

SILVA, O. 1987. *Análise da Bacia do Solimões (revisão litoestratigráfica, magmatismo e geoquímica)*. Dissertação de Mestrado em Geociências, Departamento de Geologia, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 177 p.

SMITH, A. B. 1992. *Echinoderm phylogeny: morphology and molecules approach accord. Trends in Ecology and Evolution*, *7*: 224-229.

SMITH, A. M. 1995. Palaeoenvironmental interpretation using bryozoans: a review. *In*: BOSENCE, D. W. J. & ALLISON, P. A. (eds.). *Marine palaeoenvironmental analysis from fossils*. Geoloical Society Special Publication, *83*: 231-243.

SMITH, A. B. & BENGTSON, P. 1991. *Cretaceous echinoids from north-eastern Brazil*. Oslo. Universitetsforlaget. Fossils and Strata, *31*: 72 p.

SIMÕES, M. G.; LEME, J. M. & SOARES, S. P. 2009. Systematics, Taphonomy and Paleoeology of Homalonotid Trilobites (Phacopida) from the Ponta Grossa Formation (Devonian), Parná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, *12*(1): 27-42.

SOARES, S. P.; SIMÕES, M. G. & LEME, J. M. 2007. *Metacryphaeus rotundatus*, um Novo Elemento da Fauna de Trilobites Calmoniidae (Phacopida), da Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná, Brasil. *Revista do Instituto de Geociências – USP*, *8*(1): 15-24.

STANLEY, G. D. Jr. 2003. *The evolution of modern corals and their early history. Earth-Science Reviews*, *60*: 195-225.

TÁVORA, V. A.; MESQUITA, N.; SOUZA, S. R.; CACELA, A. S. M. & TEIXEIRA, S. G. 2002. Sistemática e tafonomia dos crustáceos decápodes da ecofácies Capanema da Formação Pirabas (Mioceno Inferior), Estado do Pará, *Revista Brasileira de Geociências*, *32*(2): 223-230.

TÁVORA, V. A.; PONTES, K. G. A. & MESQUITA, N. 2005a. Sistemática e Tafonomia dos Cirrípedes Balanomorfos da Formação Pirabas (Eomioceno), Estado do Pará, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, *63*(3): 459-470.TÁVORA, V. A.; MIRANDA, V. F. O.; VIEGAS, L. G. F. & GALVÃO, P. H. F. 2005b. Novos Registros de Crustáceos Decápodes do Cenozoico (Paleocenoe Mioceno Inferior) do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, *35*(3): 393-400.

TAYLOR, P. D. & WILSON, M. A. 2003. *Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. Earth-Science Reviews*, *62*(2003): 1-103.

UBAGHS, G. 1967. General characters of Echinoderms. *In*: MOORE, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part S (*Echinodermata* 1), vol. 1. Boulder/Lawrence: The Geological Society of America/The University of Kansas, p. S3-S60.

ZUCON, M. H. 2005. *Amonoides da transição Aptiano – Albiano da Bacia de Sergipe, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal da Bahia Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, 165 p.

Índice Alfabético-Remissivo

A

(CCD) – 127
Abathomphalus mayaroensis – 63
abdômen – 93, 372, 374
abertura – 419
abertura do pedículo – 342
abertura para saída do pedículo – 335
abertura trífida – 186
abundância de espécies – 243
Acaeniotyle umbilicata – 103
Acanthodiacrodium – 222, 223
ácaros – 388
acavados – 141
acetábulo – 457
acetólise – 183
Achomosphaera – 149
Achomosphaera sp. – 162
acidobiontes – 130
acidófilas – 130
Aclistochara – 171
acme – 10
Acochlidioidea – 413
Acompsoceras – 429
Acriaster – 464
Acriaster sergipensis – 464
acritarcas – 239, 363
Acritarcha – 222
acritarcos – 138, 195, 221, 255, 259, 265
acritarcos através do tempo geológico – 224
Acroechinodea – 462
Acroretida – 349
Acrosphaera spinosa – 92
Acrospirifer – 345
Actiniara – 323
actiniários – 323, 325
Actiniscaceae – 148, 155
Actinoceratida – 414
Actinoceratoidea – 427
actinodonte – 435, 436
Actinopoda – 89
adnato – 128
Adnatosphaeridium – 149
adonte – 39, 40
adreporita – 458
adutor anterior – 434
adutor posterior – 434
Aeroligera – 149
Aeroligeraceae – 149, 156
Aeropalinologia – 189
Aethocrinea – 453
Afraster scalariformis – 470
agamonte – 54
Agassizia excentrica – 474
aglutinantes – 237
Agnostida – 379, 380, 381
Agoniatites – 426
agoniatítica – 425, 426
águas rasas – 173
Ahmuellerella octoradiata – 78
Aioloceras – 485
Alatisporites – 199
Albaillellaria – 90, 96
alcalibiontes – 130
alcalinófilas – 130
Alchomea fluminensis – 191
Aldanella – 441
Alfred Wegener – 4
Alisocysta – 150
Alisogymnium – 148

Alisporite australis – 260
Alisporites splendens – 260
Allogromiida – 270
alóctones – 239
alogâmica – 118
Alpenachitina eisenacki – 216
Alpenachitina matogrossensis – 217
Altemanthera philoxeroides – 191
alterações ambientais – 98
Alterbidinium – 151
alternância de gerações – 317
alvéolos – 113
Amaranthaceae – 191
Amazonaspis maecurua – 385
âmbar – 389
ambiente batial – 236
ambiente nerítico – 236
ambientes evaporíticos – 176
âmbitus – 460
Amblyochara – 172
Amblyochara sp. – 177
Amblyochara sp. – 177
Ambulacra – 458, 461, 462, 464
ambulacrum – 458, 460
Amiantis – 433
Amiantis callosa – 434
Ammoastuta inepta – 280
Ammodiscoides turbinatus – 67
Ammodiscus cretaceus – 273
Ammonia – 62
Ammonia beccarii – 66
Ammonitida – 414, 428
Ammonoidea – 414, 423, 427, 428
Ammotium cassis – 280
amonítica – 425, 426
amonoides – 423, 441
Amononoidea – 442
amostra de calha – 20
amostra lateral – 21
amostras de calha – 15
amostras de micropaleontologia – 22
Amphidiadema denticulata – 142
Amphigenia – 347
Amphigeniana – 346
Amphigymnium – 148
Amphigymnium mitratum – 272
Amphilepis sanmatiensis – 468
Amphipholis subtilis – 468
Amphipholizona delicata – 468
Amphisoleniaceae – 152
Amphitholaceae – 148
Amphiura (ophionema) intricata – 468
Amplexizaphrentis petrii – 325
ampullae – 320
Ampullarius – 420
Ampullichara – 170
Anabaia – 345
Anacardiaceae – 190, 192
Anadara – 433
análise estratigráfica – 252
análise multivariada – 240
Anarcestida – 414, 428
ancestral metamerizado – 368
ancéstrula – 301
Ancychitina postdermea – 262
Ancyloceratina – 414, 428
Ancyrochitina – 210
Ancyrochitina arirambaense – 262
Ancyrochitina cf. *A. morzadeci* – 263
Ancyrochitina cornigera – 263
Ancyrochitina langei – 216
Ancyrochitina onniensis – 218
Ancyrochitina pitagaensis – 218
Ancyrochitininae – 214, 215
Ancyrospora – 203, 205
Andalusiella – 151
Anditrigonia britoi – 438
anel distal – 213
anelídeos – 359, 373, 481
anelídeos poliquetas – 369
Anemia – 190
anêmonas-do-mar – 322
anfidético – 435
anfidisco – 291
anfidonte – 39, 40
anfisterno – 460
Angiosperma – 190
Angiospermae – 203
angiospermas – 205
Angochitina aff. *A. daemoni* – 264
Angochitina cf. *A. cyrenaicensis* – 262
Angochitina mourai – 216, 217
Angochitina parnaibaense – 264
Angochitininae – 214, 215
Angulogerina spp. – 276
Angustidinium – 150
Anhembia froesi – 483
anisogâmica – 118

anisomiários – 433
Annelida – 361, 366, 367, 411
Anodontites – 438
Anomalodesmata – 414, 438
Anoplosolenia – 72
Antarctissa denticulata – 92
antena(s) – 36, 361
antenas unirramadas – 379
antennae – 373
antênula – 36
anterídio – 169
Anthozoa – 318, 322
Anthraconaia – 441
Antipatella – 324
antozoários – 322, 324, 325, 329
ânulo – 112, 113
ânus – 363, 388
aparatos sensoriais – 361
apêndice birramoso – 374
apêndice locomotor – 378
apêndice natatório – 388
apêndices – 211, 388
apêndices birramosos – 379
apêndices cefálicos – 373
apêndices locomotores – 388, 393
apêndices natatórios – 393
Aphrocallistes – 293
apical – 111
ápice – 419
Apiculadinium – 152
apiculocavado – 142
Aplacophora – 410, 412, 413, 442
Aplysiceae – 413
apocolpo – 185
Apodida – 472
Apteodinium – 149
Aptiano – 248
Aquifoliaceae – 191
Arachnida – 375
Arachnida – 388
Arachnophyllum – 325
aracnídeo(s) – 372, 389
aragonita – 289
Araliaceae – 190
Araneae – 388
aranhas – 388, 484
Araucariacites – 204
Arbaciidae – 463
Arbacioida – 463
Arca – 437
arcabouço bioestratigráfico – 14
Archaeogastropoda – 413, 417, 418
Archaeospicularia – 90, 96 ,97
Archimedes – 307
Architeuthis – 409
Arcoida – 414
área – 141
área apical – 415
aréola(s) – 112, 113
Areoligera aff. *volata* – 162
Areoligeraceae – 154
Argenticytheretta laevipunctata – 282
Argilloecia – 47
Argonauta – 423
Arkangelskiella cymbiformis – 80
Arkarua adami – 450
Armigutta urubuensis – 218
Arpyloraceae – 145
Arpylorus antiquus – 145
Arqueopalinologia – 189
arqueopilo – 137, 138, 139, 154, 162
arqueopilo apical – 140
arqueopilo epicistal – 140
arqueopilo intercalar composto – 140
arqueopilo pré-cingular – 140
Arthropoda – 367, 371
Articulação vertebral – 467
articulamento – 414, 415
Articulata – 340, 454
artrópodes – 368, 372, 373, 387, 388, 394
artropodização – 371, 375
Asaphida – 380, 381
asas de insetos – 390
Ascidiella – 171
ascon – 290, 292, 294
Ashgiliano – 216
Ashur-nasi-apal – 181
Asiachorista beckermigdisovae – 392
Asmussia – 396
Aspidochirotida – 472
Aspidolithus parcus constrictus – 77
Aspidolithus parcus paraus – 77
Aspidosperma australe – 191
assembléias de dinocistos – 157
assírio – 182
associações bentônicas – 351
associações polínicas – 183
Astartella – 438

Astartila – 438
Asteraceae – 193
Asteroidea – 449 ,451, 452, 468
asteroides – 468, 472, 475
asterolito – 72, 73
Astrocoenia sp. – 328
astrófica – 348
Astropecten cingulatus – 469
Astropecten riensis – 469
Astrophyton muricatum – 467
Astrorhiza – 57
atabulares – 141
Atelostomata – 464
Athyridida – 341, 344, 346, 347, 349
Athyris – 347
Atlântico Sul – 74, 248, 269
Atopocharoideae – 171
atremado – 185, 199, 201
Atrina – 433
átrio – 290, 301
Atrypida – 344, 349
Attheyaceae – 126
Atualismo – 5, 236, 5
Aturia – 427
auréola – 457
Auroraspora pseudocrista – 202
Australimoosella polypleuron – 282
Australocoelia – 345, 351, 352
Australocoelia-Notiochonetes – 352
Australocoelia sp. – 354
Australocystis – 454
Australospirifer – 345, 351, 352
Australospirifer sp. – 354
Australostrophia – 351
Austrocratis acustispina – 469
autóctones – 239
autoecologia – 403
autopódios – 388
autozooides – 300, 322
auxósporo – 116, 118, 119,
aviculárias – 300
axobato – 93, 95
axoflagelos – 90
axópode(s) – 89, 90, 91
Aysheaia – 372

B

Bacia Bragança-Vizeu – 431
Bacia de Almada – 155, 272
Bacia de Barreirinhas – 125
Bacia de Camamu – 275, 463
Bacia de Campos – 37, 64, 65, 67, 162, 247, 276
Bacia de Ceará – 102
Bacia de Grajaú – 271
Bacia de Itaboraí – 421
Bacia de Jatobá – 344
Bacia de Jequitinhonha – 272
Bacia de Pelotas – 46, 102, 155, 277
Bacia de Pernambuco-Paraíba – 326, 467
Bacia de Resende – 205
Bacia de Santos – 37, 40, 67, 102, 162, 177, 272, 277
Bacia de Sergipe – 103, 125, 162, 269, 341, 461, 462
Bacia de Sergipe-Alagoas – 102
Bacia de Sousa – 394, 396
Bacia de Tacutu – 269
Bacia de Taubaté – 364
Bacia de Tucano – 275
Bacia do Alto Tapajós – 268
Bacia do Amazonas – 59, 216, 224, 264, 303, 325, 341, 344, 345, 346, 365, 421
Bacia do Araripe – 38, 48, 267, 372, 389
Bacia do Bonfim – 204
Bacia do Espírito Santo – 102, 275
Bacia do Pará-Maranhão – 270, 471
Bacia do Paraná – 43, 224, 259, 377, 382, , 438
Bacia do Parnaíba – 224, 262, 384, 483
Bacia do Recôncavo – 48, 399
Bacia do Recôncavo – Tucano – Jatobá – 275
Bacia do Sergipe – 485
Bacia do Solimões – 224, 265, 267, 297,
Bacia Pará-Maranhão – 270
Bacia Parecis Alto Xingu – 268
Bacia Parnaíba – 263, 264
Bacia Pernambuco – 268
Bacia Pernambuco-Paraíba – 44, 271, 294, 431
Bacia Potiguar – 271, 326, 438
Bacia do São Francisco – 102, 176, 258, 262
Bacia Sergipe-Alagoas – 427, 428, 429, 437
Bacias Mesocenozoicas – 269
Bacias Paleozoicas – 258
Bacias Pré-Cambrianas – 257
Bacillariophyceae – 120, 121, 124, 125, 126
Bacillariophycidae – 126
Bacillariophyta – 120
Bacillariophytina – 12, 120
bactérias – 90
Bactritida – 414
baculado – 197, 200

Baculites – 426, 427
báculos – 186
Baía de Guanabara – 75
Baía de Sepetiba – 282
bainha do tentáculo – 301
Bairdoppilata sp. – 37
Balanomorpha – 398
Balanophyllia sp. – 326, 328
Balanus – 398
Balanus sp. – 400
Balteocysta – 144
Baltisphaeridium – 222, 223
baratas – 390
Bardioidea – 40
Barmea – 433, 437
base – 210, 211, 324
base do espinho – 457
base dorsal do saco – 198
base ventral do saco – 198
Basommatophora – 413
Bathysiphon – 57
Batiacasphaera – 143, 150
batial – 245
Batostomella – 307
Belemnites – 425, 426
Belemnoidea – 442
Bellatudinium – 152
Bellemnoidea – 414
Bellerophon – 416
Bellerophontida – 413, 415
Belonechitina plumula – 218
Belonechitininae – 214, 215
Belosepia – 426
Belostomatidae – 391
Bennettitales – 204
besouros – 390
betacaroteno – 71
Betulaepollenites – 205
Beurlenia sp. – 403
Beyrichia – 42
Beyrichia buchiana – 41
Beyrichites – 426
bicavado – 142
bico – 334, 339, 345, 348
Bidens segetum – 184
Bigenerina – 59
Bikonta – 120
Billingselloidea – 349
biocronologia – 27
bioestratigrafia – 3, 7, 27, 235, 237
bioestratinomia – 98, 99
bioeventos – 102
biologia evolutiva – 35
biologia marinha – 66
biologia molecular – 66
biomineralização – 110, 122
biomineralização – 169
biomineralizadores de sílica – 129
bioprodutividade – 101
Biorbifera – 152
biorizontes – 240
biosteering – 26
biozona – 9
biozona de abundâcia – 11
biozona de amplitude – 10
biozona de amplitude concorrente – 10
biozona de associação – 11
biozona de intervalo – 10
biozona diferencial superior – 11
biozonas – 242, 53, 61
biozoneamento – 14, 81
birramoso – 373
bisso – 432
bivalve – 410
Bivalvia – 410, 414, 429, 431, 442
bivalvios – 429, 438, 482
bivium – 470
Blastodiniphyceae – 145
blastoide – 456
Blastoidea – 451, 452, 455
blatoideos – 401
Blattodea – 390, 392, 401
blooms de dinoflagelados – 157
boca – 419, 466
bojo – 210, 211
bolachas-da-praia – 449, 457,
Bolivina – 57, 58, 62
Bolivina doniezi – 281
Bolivina lowmani – 67
Bolivinoides australis – 274
Bolivinoides sidestrandensis – 274
Bolivinoides strigillatus – 274
Bomba Biológica de Carbono – 128
Bomba de Sílica – 129
borda do manto – 419
bossa – 457
Bothryopneustes araripensis – 464, 473
Bothryopneustes? sp. – 464

Bouchardia – 346
Bouchardia rosea – 355
Bouguerticrinida – 454
Bowerbankia gracilis – 310
Braarudosphaera – 11, 12, 72
Braarudosphaera chalk – 11
Brachiopoda – 299, 300, 340
Brachydiniaceae – 148
braço – 466
braços orais – 315, 316
brácteas – 168
bractéolas – 169
Bradleya – 43
Bradoriida – 42
Branchiopoda – 394
Branchiura – 394, 397
brânquias – 401, 411
braquia – 337
braquial – 335
braquídio – 336, 337, 346, 347
braquióforos – 345, 348
braquíolos – 453, 454, 455
braquiópode – 333, 335, 348, 480, 482
braquiópodes articulados – 334, 340, 350
braquiópodes cosmopolitas – 347
braquiópodes fósseis – 351
braquiópodes inarticulados – 340
braquiópodes paleozoicos – 333
Brasilennea arethusae – 420, 421
Brasilicythere reticulispinosa – 283
Brasilioproductus – 343
briozoários – 300, 312
briozoários estenolaemados – 301
briozoários lunulitiformes (*Lunulites*) – 480
briozoofauna – 312
Brizalina spp. – 276
Brizoários – 480
Bromeliaceae – 190
Brooksella – 321
Bryophyta – 190, 201, 203
Bryozoa – 299, 300, 302
Bucanella – 416
Bucania – 416
Bugula – 312
bulbilhos – 167
Bulimina – 58, 62
Bulimina marginata – 67
Bulimina spp. – 276
Buliminida – 61, 62
Bulivinella elegantíssima – 281
Burguess Shale – 380
Burmeisteria – 380, 381
Burroceras – 427
Buxtonioides amazonicus – 354

C

Cabralea canjerana – 192
cadeia trófica – 74
Cadonellopsis spp. – 229
Caelifera – 393
Caenogastropoda – 417
Calamites – 203
Calamospora – 203, 205
Calcancora beurleni – 472
Calcancora sp. – 472
Calcaria – 293, 294
Calcaria – 295
calcário maciço – 289
calcedônia – 290
calcificação – 74
calcilutito – 11
calcina – 167
Calciodinelloideae – 151, 155
calcita – 99, 100, 289
Calculites obscurus – 77
cálice – 323, 324, 453, 456
cálice de Zaphrentidae – 325
calima – 90
caliptomatídeos – 482
Caliptrolito – 72
Callaiosphaeridium – 149
Calliandra selloi – 184
Callinectes ferreirai – 399
Calmonia – 380, 381, 382
Calmonia cf. *C. signifer* – 382
Calmonia signifer – 382
Calocyclomma ampulla – 103
Calocyclomma castum – 103
Calpionelídeos – 54, 231
Calpionella – 231
Calpionella alpina – 232
Calpionella darderi – 232
Calpionella elliptica – 232
Calpionella oblonga – 232
Calpionellidae – 232
Calpionellopsis simplex – 232
Calycina – 462
camada lamelar – 411

camada prismática – 411
camadas da concha – 411
câmara – 60
câmara de habitação – 424, 425, 426
câmaras – 422, 424
camaretas – 57, 60
Camarodonta – 462
camarões – 393, 394, 401
Camarotoechia – 344, 345
Camerata – 453
Camnosphaeropsis – 149
campo de poros – 113
canal carenal – 117
canal sifonal – 417, 419
canaliculado – 200
canelura – 40
caneolito – 72, 73
Cannaroropollis janakii – 202
Canningia – 149
capa – 198
cápsula – 90, 316
cápsula central – 97
cápsula central heteropolar – 97
captáculos – 431, 432
capuz – 424
caracas – 393
caranguejos – 393, 401
carapaça – 40, 376, 377, 457
carbonato de cálcio – 372
Carbonicola – 441
carcinólito – 402
Cardiaster batnensis – 464
Cardinália – 344, 348
carena – 114, 211
Carl Albert Hugo Fischer – 181
Carl Julius Fritzsche – 181
Carnauba – 438
carófita – 167, 173, 174
carotenoide – 110, 122
Carpatella – 149
carrapatos – 388
carvão – 181
Caryophyllia – 326
Cassidulina – 62
Cassiduloida – 464
Castalia – 438
catástrofes – 99
Cativella paratranslucens – 282
Cativella reticulocostata – 282
Caudites ohmerti – 283
cavados – 141
Cavellina – 42
cavidade celomática perivisceral – 465
cavidade do manto – 336, 411, 432
cavidade exossacal – 301
cavidade palial – 411
cavidades celomáticas – 411
CCCD – 237, 238
CCD – 100
ceco – 301
Cecropia glazioui – 184
céfalo – 360, 376, 377, 385
cefalópodes – 422, 423, 441
céfalos – 377
cefalotórax – 372, 375, 386
celenterados – 316, 482
celoma – 300, 336
celoma entossacal – 301
celoma exossacal externo – 301
célula-mãe – 183
célula cortical primária – 167
célula cortical secundária – 167
célula diplóide – 137, 138
célula dos radiolários – 90
células espirais – 167
células espiraladas – 169
cenósteo – 323, 324
centopeias de jardim – 389
cêntricas – 108
centrodorsal – 466
Cephalaspidea – 413
Cephalocarida – 394
Cephalopoda – 410, 412, 413, 422, 424, 427, 442
Ceratiaceae – 150, 154
ceratioides – 138
ceratítica – 414, 425, 428, 426
Ceratium – 138
Ceratocoryaceae – 149, 154
Ceratolithoides aculeus – 78
Ceratolithus – 72
ceratolito – 72, 73
Ceratotheca – 416
cerda(s) sensorial(s) – 38, 39
cerianpatário – 324
Cerianpatharia – 318, 322
Ceriopora – 307
Cerithium – 418, 419
Cerodinium – 151

Cerodinium sp. – 162
Cetalotórax – 374
Chaetetida – 295
Chaetetides – 295
Chara – 167, 172, 175
Chara barbosai – 176
Characeae – 173, 174
Charales – 170, 173
Charineae – 171
Charles Darwin – 5
Charles Lyell – 5
charneira – 39, 342, 434
Charoideae – 171
Charophyceae – 170
Charophyta – 170
Chatangiella – 151
Chatangiella sp. – 142
Cheilostomata – 302, 305, 306, 307, 312
Chelicerata – 371, 374, 375, 386, 483
Chenopodiaceae – 191
Chenopodium – 191
chert – 89, 99, 101, 102, 123
Chiasmolithus danicus – 80
Chiastozygus amphipons – 78
Chichaouadinium – 151
Chileida – 349
Chilophiurina – 467
Chilopoda – 375, 388, 389
Chiropteridium – 149
Chitinoidella bermudezi – 232
Chitinoidella boneti – 232
Chitinozoa – 213
Chlamys – 433
Chonetidina – 334, 342, 349
Chonetoidea – 352
Chovanella – 170
Chovanellaceae – 170
Chromalveolata – 120
Chthamalus – 398
Cibicides – 57
Cibicidoides wuellerstofi – 85
Cicadáceas – 204
cicatricosado – 200
cicatriz adutora – 346
cicatriz didutora – 346
cicatriz do adutor – 343
cicatrizes musculares – 434
ciclagem biológica do carbono – 128
ciclo de vida de diatomáceas – 119
Cidaroidea – 461
cidaroides – 461
cifozoários – 321
cigarras – 390
Ciliata – 230
Ciliophora – 230
cílios – 337
Cimomia – 427
Cimomia pernambucensis – 427
cíngulo(s) – 138, 196, 110
Cingulochitina serrata – 217
cinta – 110, 112
cinturão – 414, 415
cinturão perignático – 459
cinturão tetiano – 231
cipris – 394, 397
Circomphalus foliaceolamellosa – 434
circulo escrobicular – 457
Circulodinium – 144, 149
circum-neutrais – 130
circuncavado – 142
cirri – 361
Cirrifera – 222, 223
cirrípede(s) – 397, 398, 400, 402
cirrípedes balanomorfos – 483
Cirripedia – 397, 403
cirtocônicas – 425
cirtolito – 72, 73
cistídios – 300
cistifragma – 301
cistifragmas – 301
cisto(s) – 137, 138, 154
cisto bicônico – 154
cisto calcário – 155
cisto condensado – 146
cisto fossilizável – 146
cisto multicelado – 154
cisto proximado – 146
cisto próximo-condensado – 146
cisto rombóide – 154
cisto silicoso – 155
citoplasma granular – 90
Citrus aurantium – 192
cizicídeos – 396
Cladida – 453
Cladocera – 394
Cladocora sp. – 326
Cladocyclus gardneri – 397
Cladopyxiaceae – 148, 153, 156

Cladopyxidium – 148
Clarkecaris – 398
Clarkecaris brasilicus – 399, 400
Classopollis – 204
clavado – 196, 200
Clavatipollenites – 205
Clavator – 171
Clavatoraceae – 171, 174
Clavatoritoideae – 171
Clavtoroideae – 171
Cleiothyridina – 346
Cleoniceras – 485
Clionidae – 294
Clitambonitidina – 349
Clitellata – 361, 364, 368
clitellum – 360
clitellum – 363
cloroplastos – 110
Clymeniida – 414, 428
Clypeaster concavus – 464
Clypeaster lamegoi – 464
Clypeaster subdepressus – 464
Clypeasteroida – 464
Clypeator – 171
cnidários – 315, 481
cnidários bentônicos – 481
cnidócitos – 290, 316
coanoderme – 289, 290
coberturas branquiais – 388
Coccolithus – 72
Coccolithus pelagicus – 80
Cocconeis scutellum – 115
cocolitoforídeo(s) – 12, 54, 71, 75, 229, 237
cocolitos – 41, 71
cocoon – 213
cocosfera – 71, 72, 73, 80, 237
Código de Nomenclatura Botânica – 201
Código de Nomenclatura Estratigráfica – 8
Código Internacional de Botânica – 222
Código Internacional de Nomenclatura Botânica – 71, 145
Código Norte Americano de Nomenclatura Estratigráfica – 8
Codoniella – 143
Coelenterata – 315
Coenholectypus neocomiensis – 463
Coenholectypus sp. – 463
Coffea arabica – 192
colágeno – 289
colar septal – 425
colarinho – 214
Coleoide – 424
Coleoidea – 414, 423, 427, 428
Coleoptera – 390
coleópteros – 401
Collembola – 390
Colliclypeus – 464
Colliclypeus nettoanus – 464
Collodaria – 90, 96, 97
Colomiella mexicana – 232
Colomiella recta – 232
Colomiellidae – 232
colpo(s) – 185, 186, 187, 188, 199, 196, 199
colporado – 196
columela(s) – 186, 187, 196, 323, 324, 417, 419
columelar – 417
coluna ambulacral – 457
coluna interambulacral – 457
Comactinia echinoptera – 454
Comactulida – 454
Comasphaeridium daemoni – 260, 261
Cometodinium – 149
comissura – 335
Comoplexisporites polymorphus – 260
Comparodiniaceae – 152
compartimentação biogeográfica – 396
Composita – 346, 347
comunidades de plantas – 172
Comuspira incerta – 281
concha – 348, 419, 424, 432
concha bivalve – 393
concha(s) cortical(is) – 94
concha medular – 94
concha organofosfática – 341
Conchidium – 345
Conchoecia – 43
Conchopeltida – 318
Conchopeltis – 320
conchosstráceos – 397
Conchostraca – 394
conchostráceo(s) – 53, 394, 395, 402
concordâncias relativas – 242
condróforo – 435, 437
Congruentidiaceae – 152, 156
Coniferales – 204
Conocardioida – 414, 428, 430
Conocardioidea – 429
Conochitina – 210, 214

Conochitina decipiens – 217
Conochitina edjelensis – 216
Conochitina micracantha – 214
Conochitina pachycephala – 214
Conochitina proboscifera – 216
Conochitina tuba – 214
Conochitinidae – 214, 215
Conochitininae – 214, 215
Conopeum – 305
Conopeum reticulum – 310
Conosphaeridium – 144
Conosphaeridium – 149
Conostichus – 325
conquiliológicos – 409
Contusotruncana fornicata – 9
Conularia amazonica – 320
Conulariida – 318, 320
conulariídeos – 321
conulário – 482
Conus – 418, 420
Conus conditorius – 421
Convolutispora candiotensis – 260
Convolutispora major – 202
Convolvulaceae – 185
Copepoda – 394, 397
copépodos – 393
corais – 323
corais devonianos – 329
Corais do Paleozoico – 327
corais não hermatípicos – 326
corais recifais – 326
corais rugosos – 329
corais verdadeiros – 323
coral – 322, 325
coral escleractíneo – 324, 325
coralimorfários – 323
coralito(s) – 323, 324
Corallimorpharia – 318, 323
Corallium – 322
corallum – 323
Cordaitales – 204
Cordylosporites magnidictyus – 202
cores de interferência – 74
cornucavado – 142
Cornuspira – 57, 59
Corolithion exiguum – 78
Corolithion signum – 78
Coronifera – 149
corônula – 169
corpo – 198
correlação gráfica – 28, 31
correlações locais – 102
córtex – 167, 457
Corumbella werneri – 320, 321
Corumbellata – 318, 320
Corumbellida – 318
Corynexochida – 379, 380, 381
Corynexochina – 379
Coscinasterias tenuispina – 470
Coscindiscophyceae – 126
coscinodiscofíceas – 126
Coscinodiscophycaceae – 124
Coscinodiscophyceae – 120, 121, 124
Coscinodiscophytina – 120, 121
Coscinopleura – 307
cosmopolita – 237
costa – 113, 324
costae – 323
Costatascyclus crenatus – 265
costela(s) – 112, 113, 346, 348
Cothoniida – 318, 323
cotoniídeos – 323
Coulonia platyspina – 469
cranídio – 377
Craniformea – 340, 341, 342, 349
Craniopsida – 349
Crassicollaria intermedia – 232
Crassicollaria paevula – 232
Crassifimbria walcotti – 378
Crassosphaera – 271
Crenatames – 454
Cretarhabdus conicus – 78
Cretosphexmagnus – 392
Cribilito – 72
cribra – 113
cribrilito – 73
Cribroperidinioideae – 149, 154
Cribroperidinium cf. *wetzelli* – 161
Cribroperidinium cooksoniae – 160, 161
Cribrosphaerella ehrembergii – 78
cricoconarídeos – 482
crinoide – 456
Crinoidea – 449, 451, 452, 453
crinoides – 453, 472
Crinometra brevispina – 454
criptodiatomáceas – 123
Crisia – 303, 306, 310, 312
crisofíceas – 123

crista braquial – 343
crista lateral – 343
crista marginal – 198
crista mediana – 343
Cristalispotites lestai – 260
cristalitos – 72, 74
cristobalita-tridimita – 100
cromatografia gasosa – 110
cromoplastos – 110
cronoestratigrafia – 13, 242
Crripedia – 394
Cruciplacolithus intermedius – 80
Crucisaccites latisulcatus – 260
crumina – 41
crura – 344, 347, 348
Crustacea – 374, 375, 388, 393
crustáceos – 372, 393
Cruyciplacolithus tenuis – 80
Cruziana – 377
Cryptamphorella conara – 103
Crypthecodiniaceae – 150
Cryptodonta – 414, 436
Cryptosmata – 304
Cryptostomata – 302, 303, 307, 312
Ctenocrinus – 454
Ctenocystoidea – 454
ctenóforos – 315
ctenos – 315
Ctenostomata – 302, 305, 312
Cucumaria pulchellum – 472
Cupuladria – 305, 307, 310, 312, 480
Cupuladria canariensis – 308
curva paleobatimétrica – 244
Cutichitininae – 215
cutícula(s) – 371, 239
Cyathea vestita – 188
Cyatheaceae – 188
Cyathochitina campanulaeformis – 217
Cyathochitina caputoi – 217
Cyathochitininae – 214, 215
Cycadales – 204
Cycadopites – 204
Cycladophora bicornis – 92
Cycladophora davisiana – 92
Cycladophora spongothorax – 92
Cyclaudex – 454
Cycloforina – 59
Cyclonephelium – 149
Cyclonephelium spp. – 160
Cyclopsiella – 271
Cyclostomata – 302, 303, 306, 312
Cyclotrypa – 303
Cymanthium brasilianum – 421
Cymatiosphaera – 222
Cymatiosphaera – 223
Cymatiosphaera multisepta – 226
Cymatiosphaera winderi – 225
Cypraea – 43, 418
Cyprideis – 40, 47
Cyprideis torosa – 40
Cypridella – 43
Cypridinida – 43, 44
Cypridoidea – 40, 44
Cypridopsis – 43, 46
Cyrtocapsella japonica – 92
Cyrtonellida – 413, 415
Cystiphyllum – 325
Cystiphyllum vesiculosum – 327
Cystoblastus leuchtenbergi – 456
Cystoidea – 451, 452, 454
Cystoporata – 302, 303, 304, 312
Cytherella – 38, 39, 42
Cytherella gigantosulcata – 37
Cytherella hemargentina – 282
Cytherella ovoidea – 268
Cytherella piacabucuensis – 268
Cytherelloidea – 42
Cytheroidea – 40
Cyzicus – 396
Cyzicus pricei – 394

D

dactiloporos – 319
Dactylochirotida – 472
Dalmanella – 344
Dalmanites – 380
Daniano – 84
Danielopolina – 43
Dapsilidinium – 150
Darriwiliano – 209
Darwinula – 46
Darwinuloidea – 40, 44
datações radiométricas – 27
datum – 293
Decapoda – 401
decápode(s) – 401, 402, 403, 483
decomposição bacteriana – 129
Deep Sea Project – 15

Deflandreoideae – 151, 154
deltaforme – 141
deltídio – 337
deltírio – 337, 342, 345
Deltoidospora – 203
Demospongia – 293, 294
Dendrochirotida – 471
Densospolites – 203
Dentalilum vermedi – 432
Dentalina – 58
Dentalioida – 414, 431, 432
Dentalium – 431
dentes – 434
dentículos – 338
deposição – 99
deposição Axial – 113
deposição de sílica – 111
depositívoro – 440
Derbyia – 342
Derbyina – 346
descrição de polens – 198
Desmocapsales – 145, 153
Desmochitina – 210, 210
Desmochitinidae – 214, 215
Desmocrinus conifer – 454
desmodonte – 435
desmos – 291, 292
Desmospyris rhodospyroides – 92
detorção – 417
Deunffia – 223, 265
Deunffia brevispinosa – 266
Deunffia furcata – 266
Deusilites tenuistriatus – 261
deuterostomados – 449
diacronismo – 13
diactinal – 291
díade – 184
Diadematoida – 461
diadianoxantina – 71
diagênese – 99, 100
diagragma – 301
Diastopora – 307
Diatomáceas – 53, 54, 107, 230
diatomáceas cêntricas – 113
diatomitos – 89, 125, 127
Diatotepum – 110
diatoxantina – 71, 110
Dibunophylloides duncanae – 325
Dibunophyllum – 325
Dicheiropollis etruscus – 271
dicíclico – 458
dicolpado – 199, 201
Dicotyledonea – 190
Dicroerismaceae – 148
dictiofíceas – 123
dictionina – 291, 292
dictiossomas – 90
dictiossomo – 91
Dictyoclavator – 171
Dictyoclostus – 343
Dictyotidium suouzae – 261
Dictyotriletes emsiensis – 202
Didymopanax – 190
Dietochara – 171
Diexallophasis sp. – 226
diferenciação ontogenética – 118
dimiário – 433
dimorfismo sexual – 41
dinocisto(s) – 137, 145, 155, 157, 239
dinoflagelado calcário – 72
dinoflagelados – 53, 137, 138, 195, 239, 255
dinoflagelados calcários – 71
Dinoflagellata – 153
Dinogymnium – 144, 148
Dinogymnium acuminatum – 161
Dinogymnium plexus – 148
Dinogymnium sp. – 162
Dinokaryota – 145, 153
Dinophyceae – 145, 153
Dinophysiaceae – 153
Dinophysiales – 145, 152
Dinopterygium – 150
dinosporina – 137
Diodora – 418, 419
diploblásticos – 316
Diplodon – 438
Diplopoda – 375, 388, 389
diplóporos – 455
Diplopsalioideae – 152
diplóstico – 167
Diplura – 389, 390
diporado – 199, 201
Diptera – 390
Díptero(s) – 392, 401
Discinida – 349
Discinoidea – 341
disco basal – 323
Discoaster – 72

Discoaster quinqueramus – 9
discordância(s) – 242, 245
Discosphaera – 72
Discosphaera tubifer – 75, 76
Discotrochus sp. – 326
disjunto – 460
disodonte – 435, 436
Disparida – 454
Disphaerogena – 144
dissecados – 196, 199
Dissiliodinium – 149
dissolução – 99, 100
dissolução dos radiolários – 99
dissolução química – 110
dissolução seletiva – 99, 101
distribuição circuntropical – 308
ditétrade – 184
diversidade – 244
dobra – 348, 377
Dollidiniaceae – 152
Dollidinium – 152
dolomita – 99, 100
Domasia – 222, 223, 265
Domasia bispinosa – 266
Domasia canadensis – 266
Domasia limaciforme – 266
Domasia rochesterensis – 266
Domasia trispinosa – 266
domínio Malvinocáfrico – 350, 351
dorsais mesoceânicas – 101
Dorstenia brasiliensis – 185
Douvillaster – 485
Douvillaster benguellensis – 465, 475
Douvilleiceras – 485
Drepanellina – 42
Drugidium – 139
Dryopteris filixmas – 188
Duasmodactyla seguroensis – 472
Dughiella – 174
duplicatura – 38, 39
duplivincular – 435
Durinskia – 151
Duvernaysphaera tenuicingulata – 225

E

ebridianos – 123, 129
ecdises – 378
Echidninidae – 97
Echidoida – 463
Echinacea – 462
Echinaster brasiliensis – 470
Echinaster echinophorus – 470
Echinochara – 171
Echinodermata – 449, 451
Echinoidea – 449, 451, 452, 457, 461, 473, 474
Echinolampas – 464
Echinometra lucunter lucunter – 474
Echinothuroida – 461
ecofácies Capanema – 483
ecogrupos-guias – 159
Ecopalinologia – 189
ecozona *Subtilisphaera* – 155
ectexina – 186
Ectillaenus – 379, 380
ectoderme – 212, 213, 316, 316
ectofragma – 142
Ectoprocta – 299
Ediacarano – 450
Ediacariano – 322
Edrioasteroide – 456
Edrioasteroidea – 451, 452, 455
Eiffelithus turriseiffelli – 80
Eiffellithus eximius – 77
Eiffellithus gorkae – 78
Eiffellithus parallelus – 78
Eiffellithus turriseiffelli – 78
Eisenackitina bohemica – 214
Eisenackitininae – 215
eixo de enrolamento – 417
eixo equatorial – 198
eixo polar – 198
Elasipodida – 472
Elaterites – 203
Elcanidae – 393
elementos alóctones – 99
elementos autóctones – 239
Eleutherozoa – 449, 451, 452
Eleutherozoa – 457
eleutozoários – 472
Eleutrerozoa – 450
Elleberckiaceae – 126
Elphidium excavatum – 281
Elrathia – 380, 381
Embergerella – 171
Emiliania huxleyi – 11, 71, 84
Emphanisporites – 203, 204
Emphanisporites rotatus – 202
encistamento – 146

Encrinaster pontis – 466
endexina – 186
endoabertura – 185, 187
endobionte – 429
Endoceratida – 413
Endoceratium – 139, 143, 150
Endoceratoidea – 427
endocíclicos – 458, 459
endoderme – 212, 316
endoesqueleto – 89
endofragma – 142
endogástrica – 425
endopélico – 128
endoplasmático – 90
endopodito – 36, 373, 374, 393
endopontuada – 347
Endoscrinium – 144, 149
Endosporites – 199
energia do ambiente – 310
Enneadocysta – 149
enrolamento planoespiralado – 60
enrolamento trocoespiralado – 61
enrugado – 196, 200
Ensifera – 391, 393
Ensiforme – 433
Ensis – 433
Entactinaria – 90, 94, 96, 97, 98
enteron – 316
entrenó – 167
Eocharaceae – 170
Eoleperditia – 43
Eopteria – 429
Ephemeroptera – 393
epicavado – 142
epicínculo – 112
epífitas – 35
epifíticas – 128
epilíticas – 127
epipélico – 128
epipsâmicas – 127
epiteca – 110, 112, 324
epitélio – 457
epivalva – 110, 112
epizoicas – 128
Eponides repanda – 56
Eprolithus floralis – 77
Eprolithus octopetalus – 77
equador – 198
equiláteras – 433
equinodermas – 450, 457, 474, 482, 485
equinoides – 457, 462
equinoides endocíclicos – 458
equinoides exocíclicos – 459
equivalves – 433
Eremochitina – 212
Eremochitininae – 214, 215
Erisocrinus – 454
Errantida – 361, 363
Erythrina speciosa – 186
escabrado – 187, 196, 200
escafópodes – 431
escama do disco – 466
escamas primárias – 466
Escharisphaeridia – 149
escleractíneos – 325, 329
escleritos – 322, 373, 471
escolecodontes – 255, 363, 365, 369
escorpiões – 388
escrobiculares – 458
escrobículo – 457
escudo – 425, 434
Escudo Canadense – 383
escudo radial – 466
esculturas de supefície dos polens e esporos – 200
esfenolito – 72, 73
esfenopsida – 205
esferoactinal – 291
esfíncter atrial – 301
esôfago – 361
espatangoides – 465
espécies alienígenas – 160
espécies cosmopolitas – 155
espectros polínicos – 183
espessura da lâmina d'água – 240
espícula inicial – 93, 95
espicular – 289
espículas calcárias – 322
espículas de espongiários – 481
espículas de esponja – 55
espículas silicosas – 290
espinho – 167, 343
espinho apical – 93
espinho branquial – 466
espinho dorsal – 93
espinho genal – 376
espinho lateral – 93
espinho pigidial – 376
espinho primário – 94

espinho secundário – 457
espinhos polares – 94
espinhos primários – 94, 457
espinhos secundários – 94, 457
espinhoso – 187, 196, 200
espondílio – 345, 348
espongina – 289
espongiomorfídeos – 319, 326
esponjas – 123, 129, 297
esponjas silicosas – 297
esporângios – 203
esporoderma(s) – 186, 187, 196,
esporopolenina – 195
esporos – 183, 186
esporos – 363
espumelários – 98
esqueleto de radiolários – 95
esqueleto espicular – 289
esqueleto hidrostático – 360
esquizocroais – 377
esquizodonte – 435, 436
esquizonte – 54
estágio adulto – 55
estágio larval – 449
estágio neânico – 55
estágios de crescimento – 38
estágios ontogenéticos – 38
esteiras microbianas – 128
estenoalinas – 130
esterielídeos – 396
esterno – 113
Estheriella – 396
Estiastra – 222, 223
Estiastra rhytidoa – 225
estilasterinos – 320
estilete – 316
estômago – 361, 378
estratégias de crescimento – 172
Estratigrafia de Sequências – 235, 243, 252
Estrelas-do-mar – 449, 468
estreptospôndila – 467
estriado – 187, 197, 200
estrias – 112, 186
estrófica – 348
estrutura do esporoderma – 199
estrutura esqueletal – 95
estruturas faciais – 378
estudos bioestratigráficos – 397
eucarídeos – 401
eucariontes – 108, 221
eucariotas – 53
Euchitonia furcata – 92
Eucytherura sp. – 37
Euechinoidea – 461
Eukaryota – 120
eulamelibrânquia – 435
eulamelibrânquios – 438
Eunice – 363
Eunotiophycidae – 126
Euomphaloceras – 427
Eupera – 438
Euphorbiaceae – 191
Eurásia – 174
eurialina – 40
euripterídeo(s) – 372, 387, 388, 402
Euryalida – 467
Eurydinium – 151
Eurypterida – 386
eutróficas – 130
eventos acme – 82
eventos anóxicos – 101
Eventos Biológicos – 13, 29
Evittia – 222, 223
Evittia cf. E. areolata – 226
Evittia sommeri – 225
Evittia tappanae – 226
evolução – 66
evolução das asas – 393
evolução das diatomáceas – 122
evolução filogenética – 216
evolução morfológica – 159
Exaesyodiscus – 454
excistamento – 138
Exesipollenites tumulus – 271
exina – 196, 199
exitos – 374
Exochorhyncus – 438
exocíclicos – 458, 459
exoesqueleto – 373
exoesqueleto dorsal – 377
exoesqueleto mineralizado – 372, 377
exoesqueletos – 371
exogástrica – 425
exopodito – 36, 373, 374, 378, 393
expansões aeríferas – 196
expansões da exina – 199

F

face valvar – 112
fácies sedimentares – 6
facópidas – 377, 381
Falkland Islands – 383
Famenniano – 209
FAN (Floração de Algas Nocivas) – 157
farinx – 361
Fasciculithus – 72
fasciculito – 72, 73
fascículo – 113
fase pós-larval – 450
fauna bentônica – 394
fauna de Ediacara – 320, 322, 326
Favella ehremberg – 229
Favosites – 324, 325
Favosites sp. – 327
Feistiella – 171, 174
Feistiella sp. – 177
fenda bissal – 432
fenda bursal – 466
fenda labial – 117
fenda pleurotomariana – 419
fendas branquiais – 461
fendas bucais ou branquiais – 458
Fenestella – 303, 304, 307, 311
Fenestella mimica – 308
fenômenos paleoecológicos – 240
Ferrazia – 438
fetos – 204
Fibradinium – 148
Fibrocysta – 139, 149
fíbulas – 114
fidelidade tafonômica – 127
filamentos do lofóforo – 337
filibrânquia – 435
Filicineae – 203
filogenia de coleoides – 425
filópode(s) – 90, 91
fímbria – 114
Finmarchinella uranipponica – 39
fissão binária – 119
Fissiculata – 455
fissura externa – 117
fissura interna – 117
Fistulipora – 304
fitoclastos – 239
Flabellochara – 171
Flabellum lyricum – 326
Flabellum lyricum – 328
flagelo – 122
Flamingoia – 150
flancos – 210
Flexibilia – 454
flexura – 210
Florentinia – 144, 149
Florentinia radiculata – 272
Florentinia spp. – 160
Florinites – 204, 205
Florinites antiquus – 260
Florisphaera profunda – 84, 85
fluido de perfuração – 18
Flustra – 305
fluxoxantina – 71
folhelhos negros – 99
folhelhos silicosos – 89
forame – 113
forâmen(s) – 54, 199, 337, 339, 347, 457,
foraminíferos – 53, 100, 241, 265, 277
foraminíferos aglutinantes – 58, 59, 236
foraminíferos bentônicos – 54, 65, 66, 249
foraminíferos calcários – 62
foraminíferos do Quaternário – 280
foraminíferos planctônicos – 61, 63, 66
fórceps – 291
Forcipulatida – 470
Fordilla – 441
forma – 201
forma de arqueopilo – 141
forma de sino – 231
forma do cisto – 139
Formação Açu – 398, 399
Formação Adamantina – 176
Formação Afligidos – 275
Formação Cabeças – 263, 345, 385
Formação Cachoeirinha – 278
Formação Calumbi – 274
Formação Cananeia – 125
Formação Coringuiba – 462
Formação Corumbataí – 43, 439
Formação Cotinguiba – 427, 437, 454, 482
Formação Florianópolis – 277
Formação Guarujá – 277
Formação Iapó – 259
Formação Irati – 392
Formação Itaituba – 325, 327, 345, 364
Formação Jandaíra – 305, 328, 419, 438, 439, 470
Formação Jutaí – 265

Formação Lagoa Feia – 247
Formação Maecuru – 381, 385, 480, 483
Formação Maria Farinha – 467
Formação Marília – 176
Formação Palermo – 438
Formação Piauí – 381, 438
Formação Pimenteira – 264, 384
Formação Pirabas – 293, 303, 305
Formação Pirabas – 61, 312, 328, 400, 402, 441, 461, 464, 471
Formação Ponta Grossa – 345, 369, 376, 377, 439, 466, 486
Formação Quiricó – 176
Formação Riachuelo – 355, 438, 462, 473
Formação Rio Claro – 280
Formação Rio do Rasto – 260, 394, 396, 483
Formação Santana – 388, 390
Formação Solimões – 267, 438,
Formação Sousa – 394
Formação Teresina – 260
Formação Tremembé – 392
Formação Trombetas – 320, 344, 427
Formação Urucutuca – 269
Formação Vila Maria – 259
formas de arqueopilos – 145
formas de peridinioides – 158
formas gonyaulacoides – 158
fosfato de cálcio – 372, 373
fosfatos – 101
fósseis-guia – 369, 386
fósseis bentônicos – 233
fósseis de insetos – 389
fósseis vivos – 387
fosseta(s) dentária(s) – 336, 338, 342, 343
fossilização artificial – 183
fossula – 324
fossulado – 197, 200
fossulae – 325
fotossíntese – 74
foveolado – 187, 197
foveolado – 200
Fragillariophycidae 1 – 126
Fragillariophycidae 2 – 126
Fragillariophycidae 3 – 126
fragmocone – 424, 425
Fraxinoipollenites – 205
Fromea – 143
frústula(s) – 110, 111, 116, 118
frústulas de diatomáceas – 129
frústulas opalinas – 127
frústulas: detalhes das cintas – 114
frústulas: detalhes das rafes – 115
fucoxantina(s) – 110, 122
fultopórtula(s) – 116, 117
Fungochitina pilosa – 216, 262
fungos – 209
Fusulina – 60
Fusulinella – 59, 60
Fusulinida(s) – 56, 59, 60, 61
Fusulinidae – 60
fusulinídeos – 61

G

Gabonestheria – 396
Gambierdiscoideae – 150
gametângio – 118
gametas – 322
gametas biflagelados – 54
gamonte – 54
gamonte jovem – 54
gânglio – 301
Gartneragum obliquum – 77
gastroderme – 316
Gastropoda – 412, 413, 416, 442
gastrópode pleurotomatoide – 419
gastrópodes – 421, 441, 482
Gastropora – 410
gastroporos – 319
gatilho – 316
Gaudryina laevigata – 273
gemado – 197, 200
Gemmichara – 170, 173
gena fixa – 376
gena livre – 376
genas – 377
geocronologia – 13
Geologia de Reservatórios – 22
Geologia do Petróleo – 4, 6, 31, 240
Georges Cuvier – 5
geosteering – 26
Gephyrocapsa oceanica – 75, 76
Gephyrocapsa parallela – 76
geração de frústula – 119
germinação – 172, 173
Gervillia sergipensis – 437
gigantostráceos – 372
Gillinia – 148
Ginginodinium – 151

Ginkgo – 204
Ginkgoales – 204
girocônicas – 425
girogonite – 167, 176, 169
Girogonites – 170
glabela – 377
Glaphyrocysta – 149
Glaphyrocysta espiritosantensis – 162
glauconita – 290
Glauconome – 303
Glaukolithus compactus – 77
Glaukolithus diplogrammus – 77
Glenodiniaceae – 151
Globator – 167, 171
Globigerina – 62
Globigerinacea – 65
globigerinas – 61
Globigerinella – 58
Globigerinida – 61, 62
Globigerinoides – 57, 62, 65
Globigerinoides ruber – 85
Globoquadrina – 57
Globorotalia – 57, 62, 65
Globorotalia menardii – 280
globorotalias – 61
Globotruncana – 62
Globotruncana calcarata – 63
Globotruncana concavata – 63
Globotruncana confusa – 63
Globotruncana elevata – 63
Globotruncana fornicata – 63
Globulina subsphaerica – 274
Glomerula gordialis – 482
Glomospira corona – 273
Glycymeridae – 437
Glyphanodinium – 148
Glyptosphaerites leuchtenbergi – 456
Gnathophiurina – 468
Godia pelta – 103
golfo tetiano – 248
gonal – 141
Gondwana – 238, 247
gongolos – 372
Goniatites – 426
goniatítica – 425, 426
Goniatitida – 414, 428
Goniodomaceae – 150, 154, 154, 154, 156
Goniodomoideae – 150
gonozoécio – 300
gonozooides – 300
Gonyaulacaceae – 149, 154, 156
Gonyaulacacean ratio – 158
Gonyaulacales – 145, 148, 150, 154, 156
gonyaulacoide(s) – 138, 146
Gonyaulacoidea – 149
Gonyaulacoideae – 149, 154
Gonyaulacysta – 149
Gordiacysta – 144, 149
Grammysioidea – 438
Grandispora libyensis – 202
Grandispora macrotuberculata – 202
Grandispora megaformis – 202
granulado – 187
Granulatisporites angularis – 260
grânulos – 113
grãos de pólen – 183, 239
grãos de pólen sacados – 188
grãos isopolares – 184
graptozoários – 209
grastrópodes – 441
Graysonites – 429
Greenhouse phase – 5
Grupo Balsas – 264
Grupo Barreiras – 162
Grupo Bauru – 420
Grupo Chapada – 382, 383
Grupo Espinhaço – 258
Grupo Marimari – 267
grupo polifilético – 371
Grupo Rio Ivaí – 259
Grupo Serra Grande – 262
Grupo Tefé – 267
Grupo Tubarão – 390, 401
Gymnodiniaceae – 147
Gymnodiniales – 145, 147
Gymnolaemata – 302, 305, 312
Gymnosomata – 413
Gymnospermae – 188, 203, 204
Gypidula – 345

H

H.M.S. Challenger – 97
hábito de vida de bivalvios – 440
hábito estigobítico – 35
hábitos tróficos – 439
Hadrophyllum – 325
Hafniasphaera – 149
Haliotis – 418

Hallopora – 307
Halocypridida – 43, 44
halófobas – 130
Halysites – 324, 325
Halysites sp. – 327
Hantzschia – 128
Haplophragmoides wilberti – 280
Hapsidopalla sannemannii – 226
Harbinia sp. – 38
Harpes – 380, 381
Harpina – 381
Harrisichara – 172, 174, 175
Hastimima – 387
Hedyosmum – 190
Helcionellida – 415
Helgolandinioideae – 150
Helianthus annuus – 184
Helicolithus anceps – 78
Helicolithus trabeculatus – 78
Helicolito – 72, 73
Helicosphaera – 72
helictoglossa – 114
Heliodiscus asteriscus – 92
Heliolithus – 72
Heliolitida – 318, 323
heliolitídeos – 323
heliolito – 72, 73
Heliopora – 322
Hellapora – 307
Hemiaster zululandensis – 465, 473
Hemichordata – 449
hemicíclicos – 458
Hemicidaridae – 463
Hemicythere quadrinodosa – 39
Hemicytherura auriculata – 283
Hemieuryalina – 467
Hemipholis elongata – 468, 474
hemisseptos – 301
Henricia parahybensis – 470
Henryhowella – 47
Heptorella – 171
Heraultipegma – 441
Hercoglossa – 427
hermafrodita – 368
Hermannina – 43
hermatípicos – 326
Heteractina – 294, 295
Heteraulacacysta – 150
Heterobranchia – 417
Heterocapsa – 150
Heterocapsaceae – 150, 154
heterocontes – 124
Heterocorallia – 318, 323
Heterodiniaceae – 150
Heterodonta – 414, 438
heterodonte – 435
heterodonte – 436
Heterohelix – 62
Heterohelix moremani – 276
Heterohelix striata – 63
Heterokontophyta – 120
heteromorfos – 41
heteropolares – 111
Heteroptera – 391
Heterosphaeridium – 144
Heterostelea – 451, 452, 454
hexacorais – 325
Hexactinellida – 291, 293, 295, 296
Hexapoda – 374
hexápodes – 390
Hexapyle dodecantha – 92
hexáster – 291
hexópodes – 372
hidroides – 319
hidrozoários – 321, 326, 329
Himantozoum – 311
hímen – 113
himenópteros – 401
hipnozigoto – 137
hipocado – 142
hipocíngulo – 110, 112
hiponômio – 409, 422, 424
hipostega – 309
hipostoma – 377, 378
hipóstraco – 415
hipoteca(s) – 110, 112, 118
Hipótese Ambiental – 123
Hipótese Neotênica – 123
Hipótese Xantofílica – 123
hipovalva – 110, 112
Hippuritoida – 414, 438
Hirudinea – 364
Hirudinoidea – 361, 368
hirudinóideo – 366
Hiscocapsa sp. – 103
Hiscocapsa verbeeki – 103
Histiastrum quarternarium – 103
Histiocysta – 148

Histocidaris – 461
holaspis – 378, 379
Holasteroida – 464
Holectypoida – 463
holocavado – 142
holocroais – 377
Holosalenia bahiensis – 462
holostomado – 417
Holothuria (Halodeima) grisea – 472
Holothuroidea – 449, 451, 452, 470
holoturoides – 470, 475
Homoiostelea – 454
homometabólica – 393
homomorfia externa – 300
Homoptera – 390
Homóptero(s) – 392, 401
Homostelea – 454
Homozygosphaera – 72
Hornera – 307
Hornichara – 175
Hologinella – 152
Hugo Von Mohl – 181
Hydra – 316
Hydroconozoa – 317, 319
Hydroida – 317, 319
Hydroza – 317, 318, 319
Hymenoptera – 390, 393
Hymenoptero – 392
Hyolitha – 412
Hyperammina elongata – 273
Hystrichodinium – 149
Hystrichokolpoma – 150
Hystrichosphaeridium – 150
Hystrichosphaerina – 149
Hystrichosphaeropsis – 149

I

idade dos trilobitas – 376
Idmidronea – 310
Idmondrea – 307
Ilhas Malvinas – 383
Illaenurus – 379, 380
Illinites – 199
Ilyocypris – 47
Impagidinium – 149
imperfurada – 417
impontuadas – 339
impressões musculares – 410
Inarticulata – 340
inclusão trófica – 91
incrustações de carófitas – 172
indicadores biocronoestratigráficos – 233
indicadores paleoambientais – 45
índices de diversidade – 130
Indotriradites mitratus – 202
inequiláteras – 433
inequivalves – 433
Inga edulis – 184
ingressões marinhas – 247
inoceramídeo – 437
Inoceramus – 437
Insecta – 375, 388, 389
insetos – 372, 484
instars – 38, 47
interações bióticas – 128
interambulacra – 458, 461
interambulacra – 461, 462
interambulacrum – 461, 464
interárea – 348
intergonais – 141
interpretação paleoambiental – 159
interpretações paleoecológicas – 479
intestino – 378
intina – 186, 187, 188, 196
intratabular – 141
Intrepidocythere – 35
investigação bioestratigráfica – 240
investigações paleoecológicas – 240
Ipomoea villosa – 185
Irregularia – 463
Isabelidinium – 151
Isabelidinium aff. *Cooksoniae* – 272
Isabelidinium belfastense – 142
Isabelidinium cf. *cooksoniae* – 161
Isabelidinium cooksoniae – 151
isócrono – 13
isodonte – 435, 436
isomiários – 433
isopígio – 377
isópode – 398
isopolares – 111
Isoptera – 390
Isoteloides – 380, 381
Itaborhaia lamegoi – 420

J

Jadammina polystoma – 280
janelas – 113
Janthina – 416
Jaquesia sp. – 439
jato propulsão – 424
Johannes Evangelista Purkinje – 181

K

Kabatarina – 397
Kabatarina pattersoni – 399
Kallosphaeridium sp. 1 – 161
Kamerunoceras – 429
Kamptnerius magnificus – 78
Kansodinium – 151
Karpinskya – 170, 173
Keijcyoidea – 42
Keithriasphaeridium aff. *loffrense* – 161
Kiangsiella – 342
Kiokansium – 149
Kleithriasphaeridium – 149
Knightoconus – 441
Krithe – 47
Krithe reversa – 37
Kryptoperidinium – 151
Kutorginida – 349

L

lábio externo – 419
lábio interno – 419
lábios apertural – 57
labrum – 460
lacraias – 372
Laevigatosporites – 195, 203, 205
Lagena – 57, 62
Lagena laevis – 281
Lagena spirialis – 281
Lagena striata – 67
Lagenida – 61, 62
Lagenochitina – 210
Lagenochitina avelinoi – 217, 264
Lagenochitinidae – 214, 215, 216
Lagenochitininae – 215
lago hipersalino – 173
lagostas – 393
lamela interna – 39
Lamellibranchia – 436
lâmina basal – 301
lâmina externa – 117
lâmina interna – 117
Lamprothamnium spp. – 176
Lamprothamnium – 167, 172, 175, 176
Lamprothamnium papulosum – 172
Lamptonium sp. – 103
Landoveriano – 216
lanterna aulodonte – 459
lanterna camarodonte – 459
lanterna cidaroide – 459
lanterna estirodonte – 459
lanterna-de-Aristóteles – 459
Lapazites – 42
Lapazites roesleri – 43
Latentifistularia – 90, 96
Laticarinina pauperata – 67
Latouchella – 415, 416
Laudonomphalus – 454
Lei de Walther – 5, 6
Leiofusa – 222, 223
Leiofusa elenae – 226
Leiosphaeridia – 222, 223
Leiostegiina – 379
Leiotrilestes struniensis – 202
Lejeunecysta – 143, 152
Lenticulina – 57, 58
Leodia sexiesperforata – 464, 474
Leonardosia – 176
Leonardosia langei – 176
Lepadomorpha – 398
Leperditia – 43
Leperditicopida – 43, 44
Lepidodendron – 203
lepidóptero – 392
Leptodinioideae – 149, 154
Leptodinium – 149
Leptosalenia – 485
Leptosalenia sergipensis – 462, 485
leucon – 290, 292, 294
Levinsenella – 311
libélulas – 390, 393
Lichenopora – 303, 307, 312
Lichida – 379, 380, 381
Lichiniscosa – 291, 292
licopsida – 205
ligamento – 301, 435
lígulas – 114
Lima sp. – 439
limite das glaciações – 61
limites de sequência – 241
Limnocythere – 40, 47
Limulus – 372, 386
Lingula – 334

Lingularia – 341
Lingulata – 340
Lingulida – 339, 340, 341, 349, 350, 353
Linguliformea – 340, 342, 349, 350
Lingulodinium – 150
Linguloidea – 341
linha de charneira – 342, 343
linha de concrescência – 39
linha de crescimento – 335, 347
linha de sutura – 425
linha palial – 410, 432, 434
linhas de crescimento – 348
linhas de ecdise – 394
linhas de extinção – 74
linhas de sutura – 57
Linkia guilding – 470
Liocaris – 398
lipídios – 90
lírios -do-mar – 449
lissacina – 291, 292
Lithastrinus grillii – 77
Lithastrinus moratus – 77
Lithelius nautiloides – 92
Lithistida – 295, 296
Lithoperidinioideae – 151, 155
Lithostrotion – 325
Lithraphidites carniolensis carniolensis – 78
Lithrea – 190
Litosphaeridium – 149
Lituolida – 58, 59
lobo axial – 377
lobos – 41, 425, 432
lobos pleurais – 377
lóculos – 113
lofoforado – 299
lofóforo – 336, 337, 339, 341, 344
Loligo – 426, 427
longicones – 425
lopadolito – 72, 73
Lopha sp. – 439
Lophamplexus – 325
Lophodiacrodium – 222, 223
Lophophyllum – 325
Lophophyllum sp. – 327
Lorenziella hungarica – 232
lórica – 231
lórica calcítica – 233
Lotharingiaceae – 148
loveniano – 458
Loxoconcha – 43
Lucernella – 171
Lucianorhabdus cayeux – 78
Luidia clathrarata – 469
Luidia scott – 469
Luidia senegalensis – 469
lula gigante – 409
lulas – 422
Lumbriconerеis – 363
Lumbriconereites – 363
Lumbricus – 363
luminosidade – 173
lunárias – 303
Lunatadinium – 152
Lundbladispora iphilegna – 260
Lunilidia – 222
lúnula – 434
Lunulidia – 223
Lunulites – 305, 307, 310, 312
Lychnocanoma amphitrite – 103
Lychnothamnus – 167
Lycopodium – 195, 203
Lycopsida – 203
Lycospora – 203, 205
Lythechinus variegatus – 463, 474
Lythonioidea – 344
Lytoceratida – 428
Lytocerida – 414
Lyttoniidina – 343, 350

M

macropígeos – 383
macropígio – 377
macrosférico – 54
máculas – 303
madreporários – 325
madreporita – 458
Maedleriella – 172, 175
Magas – 346
Magellania – 347
Maghrebinia – 149
Magnoliaceae – 185
Malacostraca – 394
mamelão – 457, 458
Mammites – 429
Manawa – 42
Manawa staceyi – 36, 42
Mancodiniaceae – 148
mandibulares – 373

mandíbulas – 363
Mandibulata – 371, 375, 388, 483
manto – 336, 410, 411, 415, 432
manto primitivo – 411
manto valvar – 110, 112
Manumiella – 151
Manumiella coronata – 142
Manzonia – 293
Mapas paleobatimétricos – 249, 250
mapas paleogeográficos – 245
Mar de Tétis – 45, 249
Maranhites – 222, 223
Maranhites brasiliensis – 225
Maranhites primus – 225
marapeito – 457
marca monolete – 196
marca trilete – 196
Marcelo Malpighi – 181
Marco Azul – 11
maré(s) vermelha(s) – 157, 160
Margachitina catenaria – 214, 216
Margachitina catenaria catenaria – 217
Margachitina margaritana – 216
Margachitininae – 215
Margaretta – 305, 306, 307
margem basal – 210
Marghrebinia perforata – 149
Marginulina juncea – 274
Marisa – 418
Marthasterites furcatus – 77
massa visceral – 409, 410
matéria orgânica – 239
Matthevia – 415
maxilípedes – 393
maxillae – 373
maxillipedes – 373
Mecaster africanus – 465
Mecaster batnensis – 465
Mecaster fourneli – 465, 473
Mecóptero – 392
mediofíceas – 126
Mediophyceae – 120, 121, 124, 125, 126
medula – 457
medusas – 315
Megadesmidae – 438
megascleras – 289
Megastrophia – 342
Megatétis – 249
meiose – 54
Meliaceae – 192
Melissopalinologia – 189
Melitasphaeridium – 149
Mellita quinquiesperforata – 464, 474
membrana capsular – 91
membrana celular – 91
Membranipora – 307
Membranipora aciculata – 310
Membranipora commensale – 310
Membranophoridium – 149
Membro Coqueiros – 276
Membro Crato – 390
Membro Taquaral – 259
meraspis – 378, 379
meridosterno – 460
Meristina – 347
Meristocorpus explicatus – 265
merodonte – 39, 40
merostomados – 372, 387, 388, 402
Merostomata – 375, 386
mesênquima – 289, 290
mesentérios – 317, 325
mesocele – 301
Mesochara – 172
mesocolpo(s) – 185, 186
Mesogastropoda – 413, 417, 419
mesogleia – 316
mesohalóbias – 130
mesohyl – 289
mesoporos – 186
mesoterfito – 378
Mesotrypa – 307
Metacrypaeus – 380
Metacryphaeus australis – 380, 383
Metacryphaeus kegeli – 384
Metacryphaeus meloi – 385
Metapolycope – 43
metasferno – 460
metastoma – 377, 386, 388
metazoários – 209
Metrahabdotos – 305, 306, 307, 312
mexilhões – 431
Michelinoceras – 426
Michniakia – 416
Michystridium breve – 261
Micraster(Epiaster)dartoni – 465
Micrhystridium – 222, 223, 271
Micrhystridium toigae – 260
Microchara – 172

microcrustáceos – 238
Microdinium – 139, 148
Microdinium ornatum – 141
microesférico – 54
microfósseis – 53, 183, 236
microfósseis retrabalhados – 242
Micropaleontologia – 3
micropígio – 377
microscleras – 289, 296
microsfera – 94
Micula decussata – 80
migrações das frentes polares – 101
Mikropithon – 152
mileporinos – 319
Miliolida – 59, 61
miliolidiforme – 58
Millepora alcicornis – 320
Milleporina – 318, 319
Milleporina – 321
Millerella – 59, 60
Mimosa scabrella – 191
Mimosaceae – 184
miósporos – 205, 239, 265
mióstraco – 411
miriápodes – 372
Miskoida – 363
Mistacocarida – 394
mitilídeos – 439
mitocôndria – 91
mitose – 54
mizostomarianídeos – 366
Moderate-term-lived – 310
Modiolopsis – 438
Modiomorphoida – 414, 438
Moellerina – 170, 173
Moellerinaceae – 170
Moellerinalles – 170, 173
Moira atropos – 465
moldes – 99
moléculas orgânicas – 195
Mollusca – 367, 410
Molpadiida – 472
moluscos – 409
mônades – 183, 184
monaxônicas – 291
monimiário – 433
monitoramento – 66
monoactinal – 291
monoaxônicas – 292
monocíclico – 458
monocolpado – 199, 201
Monocondylaea – 438
Monocotyledonea – 190
Monoleia – 396
monoletes – 186
monoplacóforos – 415, 416, 430, 441
Monoplacophora – 410, 412, 413, 415, 416, 442
monoporado – 199, 201
Monoporites – 205
monossacado(s) – 196, 199
Monstrocrinus – 454
Monstsenetes sp. – 354
Monticulipora – 303, 304, 307
montículos – 303
Morfologia dos asteroides – 469
morfologia dos cistos – 158
morfologia dos esporos – 186
morfologia dos ofiuroides – 466
morfologia polínica – 182, 183, 185, 189
morte dos radiolários – 98
morte natural – 98
Mucrospirifer kataeri – 355
Muderongia – 150
Muderongia cf. *pariata* – 161
Muiradinium – 151
Multiplicisphaeridium ramusculosum – 225
Multithecopora milanoi – 325
multivincular – 435
Munarinus lesliae – 78
Murex – 420
músculo – 415
músculo adutor – 336
músculo didutor – 336
músculo dilatador – 301
músculo retrator – 301
músculo retrator pedial – 432
músculos adutores – 338
músculos didutores – 338, 347
músculos retratores – 471
músculus paliais – 432
Myalinidae – 437
Mycetopoda – 438
Myodocopomorpha – 36, 43
Myoida – 414
Myoida – 438
Myristicaceae – 185
Myrtaceae – 193
Mystacocarida – 397

mytilídeos – 437
Mytiloida – 414, 437
Mytilus – 433, 437

N

Naiadites – 441
Nannoceratopsiaceae – 152
Nannoceratopsiales – 145, 152
nanofósseis – 53, 54, 75
nanofósseis calcários – 71, 74, 237, 241, 277
nanolito(s) – 71, 72, 73, 74
nanoplâncton – 229
não hermatípicos – 326
Narcissia trigonaria – 470
Nassellaria – 90, 93, 95, 96, 97, 98
nauplius – 394, 395, 397
Nautiloida – 413
Nautiloidea – 413, 427, 427, 442
Nautilus – 422, 423, 424, 428
Navifusa bacilum – 225
Navifusa monoafilata – 267
nefrídios – 361
Nehemiah Grew – 181
Neithea – 485
Nellia – 305, 306, 307, 310
Nelsoniella – 151
Nelsoniella aceras – 151
Nelsoniella tuberculata – 142
Nemaster rubiginosa – 454
Nematopora – 307
Nematosphaeropsis – 149
Nematosphaeropsis "grandis" – 161
Nemopteridae – 393
Neocaudites planeforma – 283
Neocoelia crypta – 294
Neocytherideis impudicus – 283
Neogastropoda – 413, 417
Neogastropoda – 420
Neoloricata – 413, 414
Neoloricata – 415
Neomura – 120
neópteros – 390, 393
Neoptychites – 429
Neospirifer – 345
neotenia – 123
Neotrigonia – 433
Neouvigerina ampullacea – 67
nerítico – 245
Neuquenocypris minor mineira – 176
Neuroptera – 393
nexina – 188, 196, 199
nexina 1 – 187
nexina 2 – 187, 186
Nitella – 167, 172
Nitelloideae – 172, 174
Nitellopsis – 167
Nitellopsis obtusa – 173
Nittelopsis – 172
Nitzschia – 128
nível de mar – 244
Noctiluciphyceae – 145
nodação – 40
Nodosaria – 57
Nodosochara – 172
Nodosoclavator – 171
Nonionella auris – 281
Nonionella pulchella – 67
nós – 167
Notaspide – 413
Nothochara – 172
Notiochonetes – 352
nototírio – 337, 342
núcleo – 316
Nucleopygus cf. *similis* – 464
Nuculavus – 436
Nuculites – 352, 436
Nuculoida – 414
Nudibranchia – 413
Nummulites – 61
Nummus – 271

O

Obolellida – 349
Occisucysta – 149
Ocean Drilling Project – 15
Oceano Iapetus – 386
Oceano Iapetus – 387
ocelo(s) – 113, 386, 388
Ocotea catharinensis – 185
octactinal – 291
óctade – 184
octocorais – 323, 329
Octocorallia – 318, 322
Octodinium – 152
Octopoda – 414
Octopus – 426
Octopyle stenozona – 92
Oculocytheropteron circumcostatum – 283

Oculocytheropteron delicatum – 283
Oculocytheropteron macropunctatum – 283
Oculocytheropteron reticulopunctatum – 283
Odonata(s) – 390, 392, 401
Odontochitina – 139, 150
Odontochitina costata – 141
Odontochitina spp. – 160
Oegophiurida – 466
Oegophiuridea – 466
Oenonis – 363
Oenonites – 363
ofiuroides – 475
ofiúros – 449
Olenellus – 380
Olenina – 381
Olenoides – 379
Olenus – 380, 381
olho(s) – 361, 376, 419
olho(s) composto(s) – 377, 386, 388
Oligochaeta – 361, 364, 368
oligohalinas – 40
oligohalóbias – 130
oligoqueta – 366
Oligosphaeridium – 149
Oligosphaeridium albertense – 161
Oligosphaeridium pulcherrimum – 161
oligotróficas – 130
omicrofome – 141
Oncychophora – 367
onicóforos – 371
Onodagella asymmetrica – 226
ontogênese – 378
Onychocella – 307
oogônio(s) – 167, 169
oósporo(s) – 167, 172
opala – 89, 99, 100
opala CT – 100
opala quartzo – 99
Operculatifera – 214, 215
opérculo – 139, 300, 417, 419
Operculodinium – 150
opésio – 300
Ophiacantha cosmica – 467
Ophiacantha vivipara – 467
Ophiactis brasiliensis – 468, 474
Ophiocanops – 466
Ophiocistioidea – 451, 453, 472
Ophiocoma echinata – 468
Ophioderma apressa – 468
Ophioderma cinereum – 468
Ophioderma januarii – 468
Ophiodermatina – 468
Ophiolepidina – 468
Ophiolepis paucispina – 468
Ophiomisidium pulchellum – 468
Ophiomyxa flaccida – 467
Ophiomyxina – 467
Ophionereis reticulata – 468
Ophioplocus januarii – 468
Ophiopsila riisei – 468
Ophiothrix angulata – 468
Ophiucrinus – 454
Ophiura fallax – 467
Ophiuroidea – 449, 451, 452, 465, 467, 474
Opistobranchia – 413, 417
opistodético – 435
opistogíricas – 433
opistossoma – 372, 374, 386, 387, 388
Orbichitinae – 215
Orbiculoidea – 339, 341, 352
Orbiculoidea falklandensis – 353
Orbulina – 57, 62
Orchidaceae – 184
Oreaster reticulatus – 470
Orectostomina – 59
organelas – 110
organismos termófilos – 155
órgão sugador – 363
orifício – 300
Orophocrinus sp. – 456
Orthaulax – 420
Orthida – 341, 344, 348, 349, 350
Orthoceras – 427
Orthoceratida – 414
Orthopsida – 462
Orthopsis miliaris – 462, 485
Orthoptera – 390
Orthotetida – 340, 342
Orthotetidina – 342, 349
ortoceratítica – 425, 426
ortocônicas – 425
ortogíricas – 433
ortópteros – 401
oscilações eustáticas – 126
ósculo – 290
ossículos – 466
óstraco – 411
Ostracoda – 394, 397

ostracodes – 35, 53, 238, 363, 375, 393, 482
ostracodes quaternários – 282, 283
ostracoditos – 35
ostras – 431
Ostrea – 439
Otaviannus grannus – 78
Otostoma – 419
ouriços-do-mar – 449
ovicela – 300
Ovoidinioideae – 151, 154
oxigênio dissolvido – 98
Oxyphysiaceae – 153
Oxytoxaceae – 152
Ozawainella – 60
Ozawainellidae – 60

P

Pachidiscus – 422
Pachyblastus – 455
Pachydiscus – 427
Pachyvascoceras hartii – 427
padrões de simetria em diatomáceas – 108
padrões morfológicos de diatomáceas – 112, 115, 117
Pagetia – 380
paguros – 401
Palacanthus ledanoisii – 226
palácio de Sargon – 181
Palaecopida – 42
Palaemmon bahiaensis – 399
Palaeocharaceae – 171, 173
Palaeocharineae – 170
Palaeocopida – 43, 44
Palaeocystodinium – 143, 151, 152
Palaeoheterodonta – 414, 438
Palaeohystrichodinium – 152
Palaeohystrichophora – 151
Palaeolimnadiopsis – 396
Palaeolimnadiopsis reali – 394
Palaeomon – 401
Palaeoneilo – 436
Palaeoperidinioideae – 151, 154
Palaeoperidinium – 151
Palaeoscolex – 367
Palaeotaxodonta – 414, 436
Palaeotetradinium – 152
paleobatimetria – 101
paleobiogeografia – 350
Paleoceno – 467
Paleocucumaria hunsrueckiana – 472
Paleodinophysis – 153
Paleoecologia – 235, 479
Paleoecopalinologia – 189
paleogeografia – 249, 387
Paleoloricata – 413, 414
Paleopalinologia – 189, 189, 195
Paleopalinologia Ambiental – 189
paleopalinólogos – 195
paleorressurgência – 101
paleossalinidade – 40
paleotemperatura – 101
paleoterodonte – 435
palinoforaminíferos – 239, 255
Palinologia – 181, 182
Palinologia Ambiental – 189
palinologia aplicada – 183, 189
Palinologia do Quaternário – 189
palinomorfos – 239
palinomorfos – 243, 277
Palinotaxonomia – 189
pálio – 410
Palmaepollenites – 205
palpa(s) – 360 361
Palynodinium – 149
Panopea sp. – 439
Panopeus sp. – 399
pantocolpado – 199, 201
pantocolporado – 200, 201
pantoporado – 199, 201
Papillosacythere parallela – 283
Paracalmonia – 381, 382
Paracalmonia cf. *P. cuspidata* – 382
Paracalmonia sp. – 382
Paracaudina chilensis obesacauda – 472
Paracosta barri – 268
Paracosta recifeinsis – 268
Paracypris – 47
Paracytheridea bulbosa – 283
Paradoxides gracilis – 378
Paradoxostoma – 36
paragênese – 3
Paramuriceidae – 322
Paranacystis – 454
Paranaia – 346
parapeito ou plataforma – 457
paraplaca apical – 143
paraplacas – 137, 139
parapodia – 360, 361
parasitas – 397

paratabulação – 137, 141, 143
Paratabulação gonyaulacoide – 153
Paratabulação não gonyaulacoide – 153
Paratabulação peridinioide – 153
parátipo – 384
Paratrochamminoides intricatus – 273
paravincular – 435
parecde zoecial – 301
parede do zooide – 301
Pareodidnia sp. – 149
Pareodinia ceratophora – 149
Pareodiniaceae – 149, 154, 156
Parmales – 123
parmofíceas – 123
partecta – 114
Pasythea – 310, 312
Paterinida – 349
Patulibracchium sp. – 103
Paulocaris – 398
Pauropoda – 375, 388, 389
Paxillosida – 469
pdseudointerárea – 348
pé – 419
Peckichara – 172, 174, 175
Peckisphaera – 172
pectens – 431
pedicelária – 457
pedicular – 335
pedículo – 333, 335, 336, 338
Pedinoida – 462
pedipalpos – 372
pedunculado – 128
pegma(s) – 410, 428
Pelagiellida – 413, 415
Pelecypoda – 436
Pellichitininae – 214, 215
Pelmatozoa – 449, 450, 451, 452, 453, 456
Peloriops sp. – 37
penadas – 108
penado com rafe – 109
penado sem rafe – 109
Penella – 397
pênis – 419
penitabular – 141
Pennaia – 380, 381
Pennatulacea – 322
Pentadinium – 149
pentalito – 73
Pentamerida – 341, 344, 345, 349, 350
Pentapharsodinium – 151
Pepinos-do-mar – 470
pereistômio – 361
perfurada – 417
perfurado – 187
perfuradores de substrato duro – 440
pericarídeo isópodo – 399
periderme – 212
Peridiniaceae – 151, 154, 155, 156
Peridiniales – 145, 150, 152, 156
Peridiniineae – 152
Peridinioideae – 151
Peridiniphycidae – 152
Peridinium – 138, 151
peridinoides – 138
periferia do fundo – 211
perifragma – 142
Perimneste – 171
periopérculo – 142
perióstraco – 411, 414, 415
Peripatus – 371
periprocto – 458
peristalsis – 360
peristoma – 462
peristômio – 417
Peroblata – 186
Perotrochus atlanticus – 419
Perprolata – 186
pervalvar – 111
Pervosphaeridium – 149
pescoço – 425
pescoço septal – 424
Petalobrissus cubensis – 473
Petalobrisus aff. setifensis – 464
Petrobrasiella venata – 77
ph das águas intersticiais – 99
Phacopida – 376, 380
Phacopida – 381
Phacopididae – 383
Phaeodaria – 89
Phalacrocidaris branneri – 461
Pharetronida – 294, 296, 296
Phelodinium – 152
Phillipsia – 380
Pholadomya – 438
Pholadomya candida – 483
Pholadomyoida – 414
Phonoceloceras – 429
Phoronida – 299

Phosphatocopida – 42
Phyatolaemata – 302
Phylactolaemata – 302
Phyllacanthus – 461
Phyllobrissus freitasii – 464
Phylloceratida – 428
Phyllocerida – 414
Phylloporina – 307
Phymosoma baylei – 463
Phymosoma binexilis – 463, 485
Phymosomatoida – 463
Phytodiniales – 145
Phytodiniales – 153
pigídio – 360, 361, 373, 376, 377, 377, 383
pilos – 186
pinacócitos – 289
pinacoderme – 289, 290
Pincípio do Uniformitarismo – 5
Pinna regina maris – 439
Pinnoputamen – 170
Pinnoputamenaceae – 170
pinulados – 453
Pinus – 186
Pinus nigra – 188
Pinus scopulorum – 188
Pinzonella – 438, 483
Pinzonella illusa – 483
piolhos de cobra – 389
pirâmides do Egito – 61
pirita – 99, 100, 290
piritização – 35, 160
Pityosporites – 204
Pityrocarpa affinis – 184
placa – 110, 415
placa perfurada – 90, 93
placa rostral – 377
placas deltidiais – 348
placas dentais – 348
placas esqueletais – 450
placas exteriores da charneira – 348
placas genitais – 458
placas oculares – 458
placas oculares – 458
placolito – 72, 73
planctônicos – 277
plano de simetria – 335
plano equatorial – 198
planoespiraladas evolutas – 425
planoespiraladas involutas – 425
planozigoto – 137
plantas heterosporadas – 205
plânula – 317
plasmalema – 111, 187
plastídios – 110, 122
plataforma – 424, 425, 457
plataforma nototirial – 348
Plataforma Siberiana – 380
Plathyhelminthes – 411
Platychara – 172, 174
Platychara sp. – 177
Platycopida – 42, 44
playa-lakes – 397
Plectonotus – 416
pleura – 110, 376
Pleurodictyum amazonicum – 325
Pleurophorella – 438
pleurotergito – 378
Plicatipollenites malabarensis – 202
Plorocentrales – 153
poço de petróleo – 18
poços horizontais – 26, 18
pódios – 457, 465, 471
Podocarpaceae – 188, 188
Podocarpidites – 204
Podocarpus – 186
Podocarpus lamberti – 188
Podocarpus sellowii – 188
Podocopida – 42, 44, 44
Podocopomorpha – 42
Podocyrtis mitra – 103
Podolampaceae – 152
Podolella – 346
podômeros – 373
Poecilozonites – 422
Poecilozonites bermudensis – 421
Poecilozonites zonatus – 422
Pogonochitininae – 214, 215
pogonóforos – 366
Pojetaia – 441
pólen dissacado – 198, 199
polens sacados – 196
poliactinal – 291
poliaxônicas – 291, 292
Polidevcia – 436
polihalóbias – 130
polipídio – 300
poliplacóforos – 414
pólipo(s) – 315, 322, 324

poliqueta sedimentívoro – 362
poliquetas – 367
poliquetas raptoriais – 362
poliquetas tubícolas – 362
polissacados – 196, 199
polivalve – 410
polo – 185
polo distal – 198
polo oral – 211
polo proximal – 198
polvos – 422
Polychaeta – 361, 362, 368
Polycope – 43
Polycystina – 89, 91, 93, 96, 96
Polyedryxium – 222, 223, 223
Polyedryxium pharaonis – 225
Polykrikaceae – 147, 154
Polykrikos – 147
Polyplacophora – 410, 412, 413, 442
Polypora – 303, 304, 311
Polysphaeridium – 150
Polyzoa – 300
Pontederiaceae – 190
pontes intercostais – 112, 113
Pontocythere ornatolanguida – 41
pontos – 339
Pontosphaera – 72
Pontosphaera japononica – 72
pontuadas – 339
porelli – 113
poríferos – 481
poro – 196
poro externo – 117
poro interno – 112
poro interzooidal – 301
poro-canal(is) – 38, 39
Porocharaceae – 171, 173, 173
Porocharoideae – 171
pórtulas – 116
pós – abdômen – 374
Potonieisporites magnus – 202
Praebulimina cushmani – 274
Praebulimina reussi – 274
Praeprinsius dimorphosus – 84
prasinófitas – 259
Prasinophyta – 222
pré-abdômen – 374
Prediscosphaera cretacea – 78
Prediscosphaera grandis – 78
Prediscosphaera spinosa – 77
Primochara – 170
Princípio da correlação de fácies – 5
Princípio da Evolução Biológica – 5
Princípio da superposição – 5
Princípio de Steno – 5
Princípio do Atualismo – 6, 236
Princípio do Uniformitarismo – 486
Prionocidaris – 461
prismatolito – 72, 73
pró-artrópodes – 371
probóscide – 417, 419, 432
processo basal – 213
processo cardinal – 343, 346, 348
processo intratabular fibroso – 146
processo penitabular – 146
processos atabulares – 146
processos gonais – 146
processos suturais – 146
processos verrugosos intratabulares – 146
procoanado – 425
prodissoconcha – 433
Productida – 340, 342, 343, 349, 350, 354
produtividade – 157
Proetida – 380, 381
Profusulinella – 60
Prolecanitida – 414, 428
Prolixosphaeridium – 153
prolóculo – 54, 55, 60
Promanawa – 42
pronvíncias biogeográficas – 396
Propárica – 378
Proraster dalli – 473
Prorichthofenia – 343
Prorocentrales – 145
Prosobranchia – 413, 418
prosodético – 435
prosogíricas – 433
Prosomatifera – 214, 215
prossoma – 212, 214, 372, 374, 386, 388
prossoma distendido – 214
prossoma retraído – 214
prostômio – 361, 363
Protalothuria armata – 472
protaspis – 378, 379
Proteacidites – 205
protista(s) – 53, 89, 90, 229, 230
protistas bentônicos – 54
Protium – 191

protobrânquia – 435
protoconcha – 417, 426
protoctistas – 53
Protoellipsodinium – 149
Protohaploxipinus amplus – 265
Protohaploxypinus latissimus – 202
Protoleptostrophia – 342
Protomedusae – 317, 319, 321
protomedusas – 321
protonema – 167
Protoperidiniaceae – 152, 154
Protoperidinioideae – 152
protoplasma – 54, 119
protoplasto – 188
protopodito – 36
Protorthida – 349
protosterno – 460
protostómio – 368
Protowenella – 416
protozoários – 209
Protura – 390
Província Austral – 383
Província Malvinocáfrica – 383
província tetiana – 233
provincialismo – 237
Psaronius – 269
Pseudholaster altiusculus – 464, 473
Pseudholaster tricarinatus – 464
pseudobivalve – 428
Pseudocaudina brachyura – 472
pseudocelo – 113
Pseudoceratium – 150
Pseudoceratium anaphrissum – 9, 161, 272
Pseudodeflandrea – 152
pseudodeltídio – 337
Pseudodictyomitra carpatica – 103
Pseudodictyomitra formosa – 103
Pseudodictyomitra sp. – 103
Pseudoemiliania ovata – 76
Pseudofusulina – 60
Pseudogaudryina atlantica – 67
Pseudoglobator – 171
Pseudoharrisichara – 172
Pseudoharrisichara sp. – 177
pseudointerárea – 339
Pseudokomewuia – 152
Pseudomoellerina – 170
Pseudomoellerinaceae – 170
Pseudonodosaria comatula – 67
Pseudononion – 62
Pseudononion atlanticum – 281
pseudópodes – 53, 89, 90
pseudopontos – 339
pseudopontuadas – 339
pseudopunctae – 339
Pseudoschwagerina – 60
pseudo-septos – 112
Pseudospiroplectinata compressiuscula – 273
Pseudostephodinium – 152
pseudostoma – 211
Pseudothyone belli – 472
psilado – 187, 196, 200
Psilopsida – 203
Pteridophyta – 188
Pteridospermales – 204
Pterioida – 414, 437
Pterochitina megavelata – 214
Pterochitininae – 215
Pterodinium – 149
pterópodes – 420
Pteropsida(s) – 203
Pterospermella – 271
Pterospermella reticulata – 225
Pterotheca – 416
Ptilodictia – 303
Ptomatis – 416
Ptychodiscaceae – 148, 154
Ptychodiscales – 145, 148
Ptychopariida – 380, 381, 383
Ptycopteria – 437
Pulmonata – 413, 417, 420
Puncia – 42
Punciocopida – 42, 44
pupa – 393
Puriana convoluta – 282
pústulas – 57, 61
Pustulopora – 307
Puzosia – 427
Pycnogonida – 375
Pygaspis – 398
Pygaspis brasiliensis – 399
Pygorhynchus colombianus – 464, 473, 485
Pygurus(Pygurus)tinocoi – 464
Pyramidellacea – 413
Pyrgo – 57, 58, 59
Pyrgo inomata – 67
Pyrgophorus – 420
Pyrocystaceae – 150

Pyrodinioideae – 150
Pyrodinioideae – 150
Pyrodinium – 150
Pyxidicula liassica – 124

Q

queilostomados – 308
quelas – 373
quelicera – 388
quelícera(s) – 372
quelípede(s) – 373, 402
Quercoipollenites – 205
quilaria – 386, 388
quilha(s) – 57, 114, 401
quilídio – 337
química dos esqueletos – 99
química dos sedimentos – 99
Quinqueloculina – 58, 65
Quinqueloculina horrida – 56
Quinqueloculina laevigata – 281
Quinqueloculina lamarckiana – 56, 281
quitina – 373, 394
Quitinozoário Sifonado – 213
quitinozoários – 195, 209, 216, 239, 255, 263, 265

R

Rabdolito – 72
Racemiguembelina fructicosa – 63
radial – 466
Radiizonates arcuatus – 202
radioatividade – 27
Radiolaria – 89
radiolários – 53, 89, 123
radiolários recristalizados – 100
radiolaritos – 89, 101
Radiolithus planus – 77
radíolos – 457
rádula – 432
rafe – 114
ráfide – 291
Raistrickia strumosa – 202
ramo branquial – 378
Ramochitina bjomsundquisti – 218
Ramochitina cf. *R. boliviensis* – 264
Ramochitina jutaiense – 218
Ramochitina kegeli – 264
Ramochitina magnifica – 216
Ramochitina pimenteiraense – 263
Ramochitina ramosi – 217
Ramochitina stiphrospinata – 263
Ramochitina whitei – 218
râmulos – 167
Rangea – 322
Rantzieniella – 171, 175
Raphidioptera – 393
Raskyella – 171
Raskyellaceae – 167, 171, 174
razão P (peridinioides)/G (gonyaulacoides) – 158
razões Gonyaulacoides – 158
reciclagem da Sílica – 99
recifes litorâneos – 325
reconstruções paleogeográficas – 101
recristalização – 35, 99, 100
Redlichiida – 379, 380
região aboral – 458
região cefálica – 376, 422
Reinhardites levis – 77
relógio coralíneo – 329
Remaniella cadischiana – 232
Reophax – 59
reprodução assexuada – 54, 118, 138
reprodução sexuada – 54, 118, 138
Reptaria – 303
resíduos amorfos – 239
resilífero – 435
reticulado – 187, 196, 200
retículo – 90
retículo endoplasmático – 91
reticulópodes – 53
retículos – 186
retrocoanado – 425
Reussella pseudospinulosa – 274
reversão de valvas – 38
Rhabdochitina – 210
Rhabdosphaera – 72
rhagon – 292
Rhipidomella – 344
Rhombodinium – 143
Rhombopora – 303, 304
Rhopalocanium ornatum – 103
Rhynchonellata – 341, 344
Rhynchonellida – 341, 344, 345, 346, 349, 350, 354
Rhynchonelliformea – 340, 342, 349, 350
Rhynchonelliformes – 342
Rhynchopora – 344
Rhyniognatha – 392
Ribeiria – 429
Ribeirioida – 428, 430

Ribeirioidea – 429
Ribeiroida – 414
rimopórtula(s) – 116, 117, 124
rizoides – 167, 173
rostro – 424
Rostroconcha – 412, 442
Rostroconchia – 410, 414, 428, 430
rostrocônquio(s) – 441
rotae – 113
Rotaliida – 61, 62
Roveacrinídeo – 456
Roveacrinus sp. – 456
Roveacrinus sp. aff. *Geinitzi* – 473
Roveacrinus spinosus – 454
Rudista – 433
Rugosa – 318, 323
rugulado – 187, 197, 200
Rusophycus – 377
Rutaceae – 192

S

Saccamina atlantica – 56
saco – 196, 198
saco aéreo – 188
saco membranoso – 301
Sacoglossa – 413
sacos aeríferos – 196
sacos celômicos – 361
Saida ionia – 40
salinidade – 173
Sapindaceae – 193
Saportanella – 171
Saracenaria bononiensis – 274
Saracenaria palmerae – 67
sarcodíctio – 90
Sarsiella – 43
Saturnalis circularis – 92
Satyrodinium – 151
Scalpellum – 398
Scapharca – 437
Scaphopoda – 410, 412, 414, 429, 431, 432, 432, 442
Schellwienella – 352
Schematophora – 149
Schinus molle – 192
Schizocystia pilosa – 226
Schizodus – 438
Schizoporella – 307
Schizoptocythera potyensis – 268
Schwagerinidae – 60
Scleractinia – 318, 323, 323, 325
Sclerospongia – 293, 295
Scorpionida – 388
Scriniocassiaceae – 148
Scyphomedusae – 318
Scyphosphaera – 72
Scyphosphaera apsteinii – 72
Scyphozoa – 318, 320, 321
seções coevas – 27
Sedentaria – 361, 363
sedimentívoros – 359
sedimentos margosos – 172
Selaginella – 203
selas – 425
selenizona – 417, 419
Selenopemphix – 152
Semicytherura caudata – 283
Senegalinium bicavatum – 142
Senoniasphora – 149
Sepia – 422, 426
Sepioidea – 414
septibrânquia – 435
septo – 324, 426
septo mediano – 343
Septopora – 303, 311
septos – 112, 324, 361, 424
septos calcários – 422
sequência deposicional – 241, 242, 243
série antapical – 138
série apical – 138
série cingular – 138
série intercalar – 138
série pós-cingular – 138
Série Recôncavo – 247
série sulcal – 138
Serratocerithium buarquianum – 421
setae – 373
setas – 360, 361
Sethocapsa yoshazuensis – 103
sexina – 186, 188, 196, 199
Shublikodiniaceae – 148
Siderastrea sp. – 326
sifão – 211, 213, 409, 422
sifão inalante – 417, 419
sifões de bivalves – 434
sifões inalante e exalante – 432
sifonofóridos – 319
sifúnculo – 425, 426, 426
sigma – 291

sílica – 90
sílica amorfa hidratada – 100
sílica amorfa inorgânica – 100
sílica biogênica – 297
sílica hidratada – 110
silicalema – 111
silicoflagelados – 123, 129
SIM – 241, 243, 244
simetria bilateral – 111
simetria radial – 111
sincolpado – 199, 201
sincolporado – 200, 201
sinecologia – 403
sinurofíceas – 123
sinus hiponômico – 424
sinus palial – 428, 432, 434
Siphonodentalioida – 414, 431, 432
Siphonophorida – 318, 319
Siphonosphaera polisiphonia – 92
Siphonotretida – 349
siris – 393
sistema apical etmolítico – 460
sistema etmofrático – 460
sistema muscular – 336
sistema pedicular – 334, 348
sistema rafe – 114
sistema *Rio Grande Rise-Walvis Ridge* – 248
sistema vascular – 458
sitema apical – 458
Solanaceae – 193
Solemyoida – 414
Solgenites – 429
somito – 361
Sommerochitina langei – 216, 263
Spatangoida – 464
Spelaeotriletes arenaceus – 265
Spelaeotriletes triangulus – 202
Sphaerium – 438
Sphaerochara – 172
Sphaerochitina – 210
Sphaerochitina sphaerocephala – 216
Sphenodiscus – 427
Sphenolithus – 72
Sphenopsida – 203
Sphinctozoa – 294, 296
Spinachitininae – 214, 215
Spinidinium – 151
Spinidinium echinoideum – 161
Spinidinium sp. – 161
Spiniferites – 149, 150
Spiniferites bejuii – 160, 161
Spiniferites sp. – 162
Spinulosida – 470
Spiriferida – 334, 336, 341, 344, 345, 354, 355
Spiriferida/Spiriferinida – 349
Spiroloculina – 59
Spiroplectammina nuda – 273
Spirorbis – 367
Spirotrichida – 230
Spirula – 422, 423, 426, 428
Spondylus – 437
Spongaster pentas – 92
Spongaster tetras – 92
Spongiomorphida – 318, 319
Sporites – 201
Spumellaria – 90, 94, 96, 97
Spyroceras – 427
Stanfordella – 149
Staplinium – 222, 223
Steginoporela – 312, 305, 306, 307, 480
Stellapollenites talchirensis – 260
Stellatocharoideae – 171
Stenolaemata – 302, 312
Stenopora – 303, 304
Stenopyxinium – 152
Stephanelytraceae – 152
Stephanochara – 175
Stereostylus leinzi – 325
Stilostomella pseudoscripta – 274
Stolickaia – 429
Stomochara – 171
stomodaeum – 322
Stoverius achyllosus – 72
Stradneria crenulata – 78
Strictopora – 303
Striocadulus albicomatus – 432
Striomonosaccites incrassatus – 265
Stromatoporata – 293, 295
Strophomenata – 340, 342, 350
Strophomenida – 340, 342, 348, 349, 353
Strophomenoidea – 342
Stylasterina – 318, 319
Stylommatophora – 413
Stylophora – 326, 454
Stylosphaera coronata – 103
sub-biozonas – 9
Subrroncyclus – 429
substâncias mucilaginosas – 116

substituição – 99
Subtilidinium – 148
Subtilisphaera – 151
Subtilisphaera cheit – 161
Subtilisphaera scabrata – 142
Subtilisphaera senagalensis – 161
Subtilisphaera senegalensis – 142
Subtilisphaera spp. – 160
subzonas – 9
Suessiales – 145, 148
sulco – 198, 348
sulco alimentar – 337
sulco hiponeural – 466
sulco interpleural – 376
sulco ligamentar – 434, 435
sulco occipital – 376
sulco pleural – 376
sulco sifonal – 417
sulcos ambulacrais – 450
superfície de inundação – 242
Superfície de Inundação Máxima – 241
superzona – 9
Surculosphaeridium – 149
surgimento de espécies – 244
suspensívoro(s) – 336, 359, 429, 440
sutura – 417, 419, 424
sutura adambulacral ou adradial – 458
sutura facial – 376, 377, 378
sutura interradial – 458
sutura perradial – 458
sutural – 141
suturas – 114, 425
suturocavado – 142
Sycidiaceae – 170
Sycidiales – 170, 173
Sycidium – 173
Sycidium – 173
sycon – 290, 292, 294
Symphyla – 375, 388, 389
Syndinea – 145
Synocladia – 303, 311
Syringopora – 324, 325
Sysphaeridium sp. – 269
Systematophora – 149

T

tabulação – 137
tabulação gonyaulacoide – 140
tabulação peridinioide – 140
tabulados – 323
tabulae – 323, 324
Tabulata – 318, 323
Taeniaesporites – 204
tagmata – 373, 374
Talauma ovata – 185
Talimudinium – 151
Tallophyta – 201, 203
talo – 167
tamanho de grãos de pólen – 184
tamanho do cisto – 139
tamanho relativo de processos – 141
tampa – 316
Tanuchitina bergstroemi – 216
Tanuchitina cylindrica – 216
Tanuchitininae – 214, 215
Tapajotia – 342
Tapajotia tapajotensis – 353
Tapirira quianensis – 192
Tarsisphaeridium – 271
Tasmanites bilabiatus – 267
Tasmunite sp. – 261
tatuzinhos-de-jardim – 393
taxa de especiação – 244
taxa de extinção – 244
taxocenoses – 439
taxodonte – 435, 436
teça(s) – 110, 146, 453, 54
teca de foraminíferos – 56, 57
teca móvel – 146
tecas celulósicas haploides – 138
tecas retas – 61
tecnomorfos – 41
Tectônica Global – 3, 245
Tegomya – 415
Tegula patagonica – 419
tegumento – 415
Tehamadinium – 149
Teicheitospora torquata – 202
telson – 388
Temnocidaris (Stereocidaris) malheiroi – 461, 473
Temnopleuroida – 462
Tentáculo(s) – 316, 410, 419, 424, 471
tentáculos ciliados – 299
Tenua – 149
Teoria dos Equilíbrios Pontuados – 421
Terataspis – 379, 380
Terebratulida – 334, 336, 341, 344, 346, 347, 348, 349, 350, 355

Terebratulida indet. – 355
Terebratulina – 480
teredos – 431
tergito – 377
termoclina – 127
Ternia – 153
testa – 90
testa dos calpionelídeos – 231
testa orgânica – 230
testa quitinosa – 239
testemunho – 20
testículo – 301
teto – 187
Tetraclita – 398
tetracolpado – 199, 201
tetractinal – 291
tétrade(s) – 183, 184, 186, 196
tetraédricas – 196
Tetragramma deshayesi – 463
Tetragramma malbosi – 463
Tetrapyle octacantha – 92
tetraxônicas – 291
Teuthoidea – 414
Textularia – 59
Textularia earlandi – 280
Textularia losangica – 273
Textulariida – 58, 59
Thalassiosirales – 125
Thaumatocypris – 43
Thecideidina – 349
Thecosomata – 413
Theocorythium trachelium – 92
Theocotyle venezuelensis – 103
Thomelites – 429
Thoracica – 398
Thoracosphaera – 72, 153
Thoracosphaeraceae – 155
Thoracosphaerales – 153
Thorascosphaerales – 145
Tibagya – 381
Ticinella cf. *primula* – 276
Tillandsia usneoides – 190
Tinacula simplex – 267
tintinídeos – 54, 229
Tintinnina – 230
Tintinnops spp. – 229
Tintinnopsella carpathica – 232
Tintinnopsella longa – 232
Tintinopsis fimbriata – 230
tipo polínico – 183
tipos de apêndices – 212
tipos de biozonas – 9
tipos de carena – 211
tipos de carena dos quitinozoários – 211
tipos de concha(s) – 418, 425
Tipos de enrolamento – 58
tipos de grãos de pólen – 201
tipos de processos – 117
tipos de rafes – 117
tipos morfológicos de polens – 197
tipos morfológicos dos quitinozoários – 210
Toarciano – 237
Tolypella – 167, 172
toracosferas – 237
tórax – 376, 377, 402
torção dextrogira – 147
torção neutral – 147
torção sinistrogira – 147
torticônicas – 425
Toxaster collegnoi – 465, 473
Tracheophyta – 201, 203
Trachicardium sp. – 439
Trachylinida – 317, 319
Tranolithus phacelosus – 77
transapical – 111
transporte no interior de pelotas fecais – 100
traquilinídeos – 319
Trato de Sistemas de Mar Alto – 243
Trato de Sistemas de Mar Baixo – 243
Tremadociano – 209
trepostomado – 301
Trepostomata – 302, 303, 304, 307, 312
Triangulina alargada – 226
triaxônicas – 291, 292
Trichodinium – 149
Trichodinium castanea – 272
Triclypella – 171
tricolpado – 199, 201
Tricolpites – 205
tricolporado – 199, 201
tricotomonocolpado – 199
Tridacna – 433
Trigonia – 485
Trigonoida – 414, 438
Trigonopyxidia – 143, 150
triletes – 186, 203, 205
trilobação – 372
trilobita(s) – 373, 375, 387, 401, 403, 482

Trilobitomorpha – 371, 374, 375
Trilobus expansus – 267
Triloculina – 58, 59, 65
Trimerella – 339
Trimerellida – 349
Trinitella – 57
triotomonocolpado – 201
Triplesiidina – 349
triploblásticos – 371
triplóstico – 167
triporado – 200, 201
Tritaxia aspera – 273
Tritaxia gaultina – 274
Trithyrodinium – 151
Triticites – 60
trivium – 470
Trochammina – 58, 59
Trochammina inflata – 280
Trochammina macrescens – 280
Trochamminida – 58, 59
Trochiliscaceae – 170
Trochiliscus – 170
trocoespiraladas – 425
trocófora – 411
tronco – 360
Tropidoleptidae – 347
Tropidoleptus – 347, 348, 351
Tropidoleptus carinatus – 353
Tropiometra carinata – 454
Tryblidiida – 415
Tryblidium – 416
tubérculo escrobicular – 457
tubérculos – 457, 458
tubo oral – 210, 211
tubos córneos – 322
Tubulipora – 307
turbelários – 411
Turbellaria – 412
turfeiras – 181
turma – 201
Turritela – 419
turus – 431
Tyblidiida – 413

U

Uca maracoani – 402
Ulmoideipites – 205
Umbellasphaeridium anomalum – 267
umbílico – 417, 419
umbo – 345, 348, 434
Umbodinium – 152
Unidades Bioestratigráficas – 8
Uniformitarismo – 5
Unionoida – 414, 438
Uniplanarius gothicus – 77
Uniplanarius trifidus – 77
uniramia – 372
unirramoso – 373
univalve – 410
Unosuropode castroi – 399
Unusuropode – 398
Uralichas ribeiroi – 379
Uraster janettae – 470
Urochitina bastosi – 216, 264
Urochitininae – 214, 215
urópodos – 393
Uvigerina havanensis – 67
Uvigerina spp. – 276

V

vacúolos – 110
Vagalapilla matalosa – 77
Vallatisporites hystricosus – 202
valva dorsal – 343
valva ventral – 343
valvar – 111
valvas – 335
Valvatida – 469
Valveodinium – 152
valvocópula – 114
Vampyromorpha – 414
varizes – 417, 419
Varyhachium – 223
vasas – 66, 127
vasas de radiolários – 101
Vascoceras – 427
vasos sanguíneos dorsais – 361
vasos sanguíneos laterais – 361
vasos sanguíneos ventrais – 361
vasos silicosos – 99
Vectisites – 485
vegetação bentônica – 172
vela – 113
Velatachitina – 212
Velatachitinae – 214
Velatachitininae – 215
véliger – 411
Vendiano – 321

Veneroida – 414, 438
Verrucosisporites bulliferus – 202
verrugas – 186
verrugoso – 187, 196, 200
Veryhachium – 222, 223, 271
Veryhachium ?owensii – 226
Veryhachium downiei – 226
Veryhachium rhomboidium – 226
Veryhachium trispininflatum – 226
Veryhachium trisposum – 226
vestimentíforos – 366
Vetigastropodia – 417
vibraculárias – 300
vieiras – 431
viminas – 113
Vincularia – 306, 312
virgas – 113
Viridaeplantae – 170
Virola oleifera – 185
visão atualística – 403
Vitaticella – 310
Vitreisporites pallidus – 271
Vittaticella – 306, 312
Vladimiriella – 171
volae – 113
volta – 419
volta corporal – 417
Vozzhennikovia – 151

W

Wallodinium – 222, 223
Waltzispora lanzonii – 202
Warnowiaceae – 148
Watinoceras – 427, 429
Wetzelielloideae – 151, 154
Whatleyella sanguinettiae – 282
Whittleseya – 204
Wilkingia – 438
William Smith – 8
Wisnerella ariculata – 281
Wrevittia – 149
Wuroia – 271

X

xantofíceas – 123
Xenascus – 150
Xenikoon – 151
Xenikoon australis – 142
xifosurídeos – 387
xifosurídeos – 387, 402, 403
Xinjiangochara – 170, 173
Xiphophoridium – 150
Xiphosurida – 386

Y

Yochelcionella – 415, 416
Yolkinigymnium – 143, 148
Yolkinigymnium lanceolatum – 161, 272

Z

Zaphrentis – 325
zeolita – 100
Zeugrabdothus embergeri – 78, 80
Zhongyuandinium – 151
zigospôndilas – 467
zigoto – 54
zoantários – 322
Zoantharia – 318, 322
Zoanthiniaria – 318, 323
zoantiniários – 323
zoário(s) – 300, 301, 303
zoé – 394
zoécio(s) – 300, 301
zona de alta produtividade – 99
zona de compensação do carbonato de cálcio – 100
Zona de Expansão de Oxigênio – 99
zona de oxigênio mínimo – 101
zona fótica – 157, 229
zona preferencial de dissolução – 99
zona preferencial de dissolução da sílica – 100
zonas climáticas – 173
zonas de alta produtividade orgânica – 100
zonas de anoxia – 99, 101
zonas de ressurgência – 127
zoneamento biocronológico – 231
zoneamento(s) bioestratigráfico(s) – 14, 61, 329
zonocolpado – 199, 201
zonocolporado – 199, 201
zonoporado – 200, 201
Zoobotryon verticillatum – 299
zooides – 300, 302, 309
zooxantela – 91
zooxantelas – 326
β-caroteno – 110

AUTORES

Antonio Carlos Sequeira Fernandes
Professor Associado da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutor em Geologia. Paleoinvertebrados
Museu Nacional – Departamento de Geologia e Paleontologia – Quinta da Boa Vista
20942-040 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: fernande@acd.ufrj.br

Carla Bender Kotzian
Professora Associado da Universidade Federal de Santa Maria
Mestre e Doutora em Ciências. Paleoinvertebrados
Universidade Federal de Santa Maria
Departamento de Biologia
97110-000 – Santa Maria – RS
E-mail: modrizralok@hotmail.com

Carlos Eduardo Lucas Vieira
Pesquisador da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS)
Mestre e Doutor em Geociências. Paleobotânica, Palinologia e Bioestratigrafia
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Laboratório de Micropaleontologia
Curso de Geologia, UNISINOS
Av. Unisinos, 950
93022-000 – São Leopoldo – RS
E-mail: carlosev@unisinos.br

Cecília Cunha Lana
Pesquisadora do CENPES/PETROBRAS
Mestre em Geociências. Estratigrafia e Bioestratigrafia
PETROBRAS/CENPES/PDEXP/BPA
Cidade Universitária – Ilha do Fundão
21949-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: lana@petrobras.com.br

Claudia Gutterres Vilela
Professora Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Geologia. Micropaleontologia e Paleoecologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Instituto de Geociências/Departamento de Geologia
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: vilela@geologia.ufrj.br

Cristianini Trescastro Bergue
Pesquisador do Laboratório de Micropaleontologia da Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Mestre em Geociências e Doutor em Ciências. Ostracodes Neocenozoicos
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Laboratório de Micropaleontologia
Av. Unisinos, 950
93022-000 – São Leopoldo – RS
E-mail: e-mail: cbergue@unisinos.br

Cynthia Lara de Castro Manso
Pesquisadora da Fundação Paleontológica Phoenix
Mestre em Zoologia Geral e Doutora em Geologia Sedimentar. Paleontologia de Invertebrados
Fundação Paleontológica Phoenix
Rua Geraldo Menezes de Carvalho, 218 – Suissa
49050-750 – Aracaju – SE
E-mail: cynthia@phoenix.org.br

Deusana Maria da Costa Machado
Professora Adjunto da Universidade do Rio de Janeiro
Mestre em Geologia e Doutora em Ciências. Paleoinvertebrados
Universidade do Rio de Janeiro – UNIRIO
Escola de Ciências Biológicas
Departamento de Ciências Naturais
Av. Pasteur, 458 – Urca
22240-290 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: deusana@gmail.com

Fabiana Silva Vieira
Mestre em Oceanografia e Doutoranda em Geologia. Micropaleontologia
Universidade Federal de Sergipe
Departamento de Biologia
Cidade Universitária Prof. José Aloísio de Campos, Jardim Rosa Elze
49100-000 – São Cristóvão – Sergipe
E-mail: fabiannavieira@yahoo.com.br

Fernando Erthal
Mestre em Ciências e Doutorando em Geociências. Micropaleontologia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Laboratório de Microfósseis Calcários
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Av. Bento Gonçalves, 9.500 – Prédio 43.127 – Sala 218 – Bairro Agronomia
91501-970 – Porto Alegre – RS
E-mail: delodontus@yahoo.com.br

Fernando Marcanth Lopes
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Laboratório de Micropaleontologia
Av. Unisinos, 950 – Centro 6I s. 114
93022-000 – São Leopoldo – RS
E-mail: fernandoml@unisinos.br

Ignácio de Loiola Álvares Nogueira Neto
Universidade Federal do Pará. Paleoinvertebrados
Laboratório de Paleontologia – Faculdade de Geologia – Instituto de Geociências
Caixa Postal 8608
66075-110 – Belém – PA
E-mail: ignacioneto@ufpa.br

Ismar de Souza Carvalho
Professor Associado da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutor em Geologia. Paleoecologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Instituto de Geociências – Departamento de Geologia
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: ismar@geologia.ufrj.br

Jane Maria Garrafielo Fernandes
Professora Adjunto da Universidade Federal do Pará
Mestre em Geociências e Doutora em Ciências. Micropaleontologia e Paleoinvertebrados
Universidade Federal do Pará
Centro de Geociências
Departamento de Geologia
Caixa Postal 1611
66000-000 – Belém – PA
E-mail: janemgf@terra.com.br

João Carlos Coimbra
Professor Associado da Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Mestre em Geociências e Doutor em Ciências. Micropaleontologia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Geociências
Departamento de Paleontologia e Estratigrafia
Caixa Postal 15001
91501-970 – Porto Alegre – RS
E-mail: joao.coimbra@ufrgs.br

Lazaro Luiz Mattos Laut
Professor Adjunto da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Mestre e Doutor em Ciências. Micropaleontologia
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro
Instituto de Biociências – Departamento de Zoologia
Avenida Pasteur, 458
22290-240 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: lazarolaut@gmail.com

Marcia Aguiar de Barros
Pesquisadora Colaboradora do Laboratório de Palinologia, Departamento de Geologia, Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Geologia. Bolsista de Pós-doutorado do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Palinologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
CCMN/Instituto de Geociências
Departamento de Geologia
Cidade Universitária – Ilha do Fundão
21949-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: marcabarros@yahoo.com

Marco Aurélio Vicalvi
Pesquisador do Cenpes/Petrobras e da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutor em Geologia. Micropaleontologia e Bioestratigrafia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
CCMN – Instituto de Geociências – Depto. de Geologia
Cidade Universitária – Ilha do Fundão
21949-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: vicalvi@petrobras.com.br

Maria Antonieta da Conceição Rodrigues
Professora Titular da Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Mestre em Ciências e Doutora em Geociências. Micropaleontologia
Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Faculdade de Geologia – DEPA
Rua São Francisco Xavier, 524 – Sala 2.032 – Bloco A – Maracanã
20559-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: tutucauerj@gmail.com

Maria da Glória Pires de Carvalho
Professora Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Geologia. Paleoinvertebrados
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Instituto de Geociências – Departamento de Geologia
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: carvalho@amnh.org

Maria Dolores Wanderley
Professora Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Geologia. Micropaleontologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Instituto de Geociências – Departamento de Geologia
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: doloreswanderley@msn.com

Maria Helena Zucon
Professora Associado da Universidade Federal de Sergipe
Mestre em Zoologia e Doutora em Geologia. Paleoinvertebrados
Universidade Federal de Sergipe – Departamento de Biologia
Cidade Universitária Prof. José Aloísio de Campos – Jardim Rosa Elze
49100-000 – São Cristóvão – Sergipe
E-mail: zucon@ufs.br

Mauro Daniel Rodrigues Bruno
Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Laboratório de Micropaleontologia
Av. Unisinos, 950 – Centro 6I s. 118
93022-000 – São Leopoldo – RS
E-mail: danielr.bruno@hotmail.com

Mitsuru Arai
Pesquisador do CENPES/PETROBRAS
Mestre em Geoquímica e Doutor em Ciências. Bioestratigrafia
PETROBRAS/CENPES/PDEXP/BPA
Cidade Universitária – Ilha do Fundão
21949-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: arai@petrobras.com.br / mitsura.arai@gmail.com

Norma Maria da Costa Cruz
Pesquisadora da Cia. de Pesquisa de Recursos Minerais
Doutora em Geologia. Micropaleontologia
Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais – CPRM
Departamento de Geologia
Av. Pasteur, 404
22290-240 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: norma.cruz@cprm.gov.br

Ortrud Monika Barth-Schatzmayr
Pesquisadora Titular do Instituto Oswaldo Cruz – Fundação Oswaldo Cruz
Professora Colaboradora da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Doutora em História Natural. Palinologia e Virologia
Instituto Oswaldo Cruz
Departamento de Virologia
FIOCRUZ
Av. Brasil, 4.365
21045-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: barth@ioc.fiocruz.br

Rafael Souza de Faria
Mestre em Geociências. Doutorando. Micropaleontologia
Universidade Estadual de Campinas
Instituto de Geociências
Laboratório de Paleontologia
Rua João Pandiá Calógeras, 51 – Barão Geraldo
13083-870 – Campinas – SP
E-mail: rafaelfaria@ige.unicamp.br

Ricardo Latgé Milward de Azevedo
Assessor da Direção de Exploração e Produção da Petrobras – área de responsabilidade social e relacionamento institucional
Mestre em Ciências e Doutor em Geociências. Bioestratigrafia e Estratigrafia de Sequência
PETROBRAS – Diretoria de Exploração e Produção – DE&P
Av. República do Chile, 65 – 23º andar – Centro
20031-912 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: ricardolatge@petrobras.com.br

Rogério Loureiro Antunes
Especialistada da Petrobras em Bioestratigrafia dos Nanofósseis Calcários da Seção Meso-cenozoica das Bacias Marginais Brasileiras
Mestre e Doutor em Ciências. Bioestratigrafia
PETROBRAS – Geologia Aplicada à Exploração – E&P EXPLORAÇÃO
Av. República do Chile, 330 – 13º andar – Centro
20031-170 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail:rogeantu@petrobras.com.br

Sara Nascimento
Mestre e Doutora em Geociências
Pós-doutorado em Histologia e Análise Isotópica de Conodontes. Micropaleontologia
Rua Mal. Gaspar Dutra, 88 – Veranópolis
94.920-37 – Cachoeirinha – RS
E-mail: aiatha@yahoo.com.br

Simone Baecker Fauth
Pesquisadora do Laboratório de Micropaleontologia – UNISINOS
Mestre em Geociências e Doutor em Ciências. Micropaleontologia
UFRGS – Universidade do Vale do Rio dos Sinos
Laboratório de Micropaleontologia
Av. Unisinos, 950 – Centro 6I s. 116
93022-000 – São Leopoldo – RS
E-mail: sbfauth@unisinos.br

Tereza Regina Machado Cardoso
Professora Adjunto da Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Ciências. Micropaleontologia
Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Faculdade de Geologia – DEPA
Rua São Francisco Xavier, 524 – Sala 2.032 – Bloco A – Maracanã
20559-900 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: terezaregina@gmail.com

Valesca Portilla Eilert
Professora Colaboradora do Programa de Pós-Graduação em Geologia – PPGL/UFRJ e Pesquisadora do Laboratório de Palinofácies e Fácies Orgânica – LAFO/UFRJ
Mestre em Geociências e Doutora em Ciências. Micropaleontologia
Universidade Federal do Rio de Janeiro
Instituto de Geociências – Departamento de Geologia
Avenida Athos da Silveira Ramos, 274 – Bloco G
21941-916 – Cidade Universitária – Ilha do Fundão – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: eilert@lafo.geologia.ufrj.br

Vera Maria Medina da Fonseca
Professora Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro
Mestre e Doutora em Geologia. Paleoinvertebrados
Museu Nacional
Depto. de Geologia e Paleontologia
Quinta da Boa Vista
20942-040 – Rio de Janeiro – RJ
E-mail: vmedina@acd.ufrj.br

Vladimir de Araújo Távora
Professor Adjunto da Universidade Federal do Pará
Mestre e Doutor em Geologia. Paleoinvertebrados
Universidade Federal do Pará
Centro de Geociências – Depto. de Geologia
Caixa Postal 1611
66075-110 – Belém – PA
E-mail: vtavora@orm.com.br

Vladimir de Souza
Professor Adjunto da Universidade Federal de Roraima – UFRR
Mestre em Geociências e Doutor em Ciências. Micropaleontologia – UFRGS
Universidade Federal de Roraima – Campus do Paricarana
Av. Cap. Ene Garcez, 2.413 – Bairro Aeroporto
69304-00 – Boa Vista – RR
E-mail: vladisouza@yahoo.com.br

Wagner Souza-Lima
Pesquisador da Fundação Paleontológica Phoenix
Geólogo de Exploração da PETROBRAS S.A.
Doutor em Geologia. Bioestratigrafia
Fundação Paleontológica Phoenix
Rua Geraldo Menezes de Carvalho, 218 – Suissa
49050-750 – Aracaju – SE
E-mail: wagnerl@hotmail.com

Volumes

1
Conceitos
Métodos

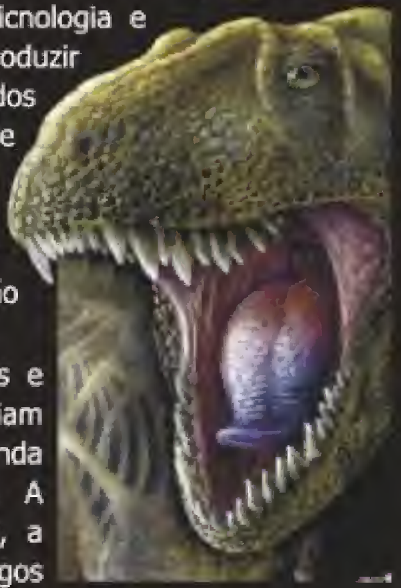
2
Microfósseis
Paleoinvertebrados

3
Paleovertebrados
Paleobotânica

Os fósseis são o registro de uma longa história da vida sobre nosso Planeta. Uma história que remonta há 3,8 bilhões de anos, e durante a qual a vida se diversificou, continentes surgiram e desapareceram, bem como catástrofes ecológicas levaram à extinção de incontáveis espécies animais e vegetais.

Este livro, apresenta-nos a instigante história geológica da vida. Trata-se de uma obra destinada a todos aqueles que desejam ampliar seus conhecimentos sobre a diversidade e transformações pela qual passou o mundo orgânico no decurso do tempo geológico.

Os processos de preservação dos organismos, utilização dos fósseis na estratigrafia, teorias evolutivas, icnologia e paleoecologia são abordados de maneira a introduzir o leitor nos principais conceitos da ciência dos fósseis - a PALEONTOLOGIA. Os grupos de microfósseis, vegetais fósseis, paleoinvertebrados e paleovertebrados são analisados quanto aos seus aspectos morfológicos, de classificação e aplicação bioestratigráfica.



São também apresentadas as técnicas e procedimentos laboratoriais que evidenciam estruturas anatômicas e revelam aspectos ainda desconhecidos da morfologia dos fósseis. A importância da educação em Paleontologia, a legislação de proteção aos fósseis, os jazigos fossilíferos do Brasil e os fósseis de Portugal possibilitam o conhecimento do registro documental e dos mecanismos

PETROBRAS

FAPERJ
Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

UFRJ GEOLOGIA
PRH-ANP-18

ISBN 978-85-7193-255-5
9 788571 932555